ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 70
8
АВГУСТ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1985

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *М. В. Едемская* и *Г. Н. Мартьянова*

Сдано в набор 7.05.85. Подписано к печати 23.08.85. М-28020. Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 12.43.
Усл. кр.-отт. 12.96. Уч. изд. л. 15.22. Тираж 2175. Тип. зак. 415.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 582.26

Н. П. Масюк

О ТИПАХ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ТЕЛА ВОДОРОСЛЕЙ И ОСНОВНЫХ НАПРАВЛЕНИЯХ ИХ ЭВОЛЮЦИИ

N. P. MASSJUK. ON THE TYPES OF THE MORPHOLOGICAL STRUCTURES OF ALGAL BODY AND THE PRINCIPAL TRENDS OF ALGAL EVOLUTION

На основании обобщения литературных данных о типах морфологической структуры тела водорослей с позиций существующих представлений об основных направлениях эволюционного процесса в органическом мире предлагается рассматривать 10 арогенно возникших типов структуры вегетативного тела эукариотических водорослей: монадный, гемимонадный, коккоидный, сарциноидный, трихальный, гетеротрихальный, паренхиматозный, псевдопаренхиматозный, сифональный, сифонокладальный. Амебоидный тип структуры у эукариотических водорослей, по всей видимости, возник в результате катагенеза. Эволюционные ряды, существующие в пределах разных типов структуры тела водорослей, рассматриваются как результаты идиогенезов. Возникновение ценоцитной организации в пределах амебоидного, гемимонадного, коккоидного типов структуры — примеры гипергенезов на клеточном уровне. Предполагается, что харофитная организация возникла в результате телогенеза на уровне гетеротрихального типа структуры. Отмечен параллелизм в направлениях идиогенных процессов на разных эволюционных уровнях. Уточняются трактовка отдельных типов структуры и некоторые вопросы терминологии.

Учение о типах морфологической структуры вегетативного тела водорослей и параллелизме морфологических структур у представителей разных отделов (Pascher, 1914, 1918, 1924, 1931) было крупнейшим теоретическим обобщением в области эволюционной морфологии, сыгравшим большую роль в систематике водорослей. Оно легло в основу системы («Die Süsswasserflora. . .», 1913—1936), оказавшей большое влияние на последующее развитие систематики водорослей. В современной систематике тип морфологической структуры водорослей используется в качестве важнейшего таксономического критерия при выделении таксонов в ранге класса («Визначник. . .», 1938—1983; «Определитель пресноводных водорослей СССР», 1951—1983; Воденичаров, 1975) или порядка (Fritsch, 1935, 1965; Fott, 1959, 1971; Chadefaud, 1960; Christensen, 1966; Bourrelly, 1972, 1981; Ettl, 1978; Bold, Wynne, 1978). Предлагается также использовать типы морфологической структуры водорослей в экологии в качестве критерия выделения жизненных форм почвенных водорослей (Новичкова-Иванова, 1980).

Учение о типах морфологической структуры тела водорослей получило дальнейшее развитие (Fritsch, 1935; Курсанов, Комарницкий, 1945; Голлербах, Полянский, 1951; Топачевский, 1962, и др.) и рассматривается в качестве основополагающего во многих учебниках и монографиях (Fritsch, 1935, 1965; Курсанов, Комарницкий, 1945; Голлербах, Полянский, 1951; Топачевський, Макаревич, 1955; Топачевский, Масюк, 1984; Smith, 1955; Fott, 1956, 1959, 1971; Комарницкий и др., 1975; Ettl, 1978, 1980; Urban, Kalina, 1980; Великанов и др., 1981, и др.).

В связи с этим очень важно при обсуждении типов морфологической структуры водорослей оперировать точными однозначными понятиями, исключающими возможность разного понимания одних и тех же терминов. Тем не менее в современной альгологической литературе наметились значительные разногласия как в количестве выделяемых типов структуры, так и в толковании некоторых из них. Попытаться возможно точнее определить содержание различных понятий и терминов в учении о типах структуры тела водорослей на

основе сопоставления взглядов различных ученых с позиций современных представлений об основных направлениях эволюционного процесса в органическом мире — одна из основных задач настоящей работы. Вместе с тем на основании такого сопоставления, а также обобщения данных, накопленных альгологией в течение последних десятилетий, делается попытка продвинуться вперед по пути дальнейшего развития этого учения.

Обычно в альгологической литературе рассматривают 7 (Fritsch, 1935, 1965; Fott, 1956, 1959, 1971; Starmach, 1963; Hindák e. a., 1975; Комарницкий и др., 1975; Ettl, 1980), 9 (Голлербах, Полянский, 1951; Топачевський, Макаревич, 1955; Топачевский, 1962; Топачевский, Масюк, 1984; Urban, Kalina, 1980; Великанов и др., 1981), реже 10 (Матвиенко, 1982) или более основных типов структуры вегетативного тела водорослей. При одинаковом количестве выделяемых типов структуры перечень их не всегда однозначен у разных и даже у одного и того же автора (ср., например, Fritsch, 1935, и Starmach, 1963; Голлербах, Полянский, 1951, и Топачевский, 1962; Fott, 1959 и 1971). В большинстве источников приведены такие основные типы структуры, как жгутиковый (или монадный), амебоидный (ризоподиальный), пальмеллоидный (капсальный),[1] коккоидный,[2] нитчатый (трихальный), сифональный. Кроме того, выделяют также разнонитчатый (или гетеротрихальный) тип структуры (Fritsch, 1935, 1965; Голлербах, Полянский, 1951; Топачевський, Макаревич, 1955; Топачевский, 1962; Топачевский, Масюк, 1984; Голлербах, 1977; Chapman, 1979; Urban, Kalina, 1980; Великанов и др., 1981), пластинчатый (Голлербах, Полянский, 1951; Топачевський, Макаревич, 1955; Топачевский, 1962; Топачевский, Масюк, 1984; Комарницкий и др., 1975; Bold, Wynne, 1978; Великанов и др., 1981), сифонокладальный (Fott, 1956, 1959, 1971; Hindák e. a., 1975; Urban, Kalina, 1980; Великанов и др., 1981; Топачевский, Масюк, 1984), тканевый (паренхимный или паренхиматозный) (Топачевський, Макаревич, 1955; Топачевский, 1962; Топачевский, Масюк, 1984; Round, 1965; Alexopoulos, Bold, 1967; Воденичаров, 1975; Chapman, 1979; Urban, Kalina, 1980); ложнотканевый (псевдопаренхимный, или псевдопаренхиматозный) (Alexopoulos, Bold, 1967; Chapman, 1979; Топачевский, Масюк, 1984, и др.), харофитный (Голлербах, Полянский, 1951; Голлербах, 1977; Ettl, 1980), плазмодиальный (Матвіенко, Догадіна, 1978; Матвиенко, 1982). Таким образом, в общей сложности в цитированной выше литературе упоминаются 13 типов структуры, которые рассматриваются как основные ступени морфологической дифференциации тела водорослей в процессе их эволюции. Вместе с тем в современной зарубежной альгологической литературе наметилась тенденция рассматривать типы морфологической структуры водорослей как разнообразие морфологических вариантов отдельно среди одноклеточных (ризоподиальный, жгутиковый, коккоидный варианты), колониальных (тетраспоральный, жгутиковый, нежгутиковый, ценобиальный) и многоклеточных водорослей (неразветвленный и разветвленный нитчатый, разнонитчатый и др.) (Doyle, 1964; Round, 1965; Alexopoulos, Bold, 1967; Bold, 1977; Bold, Wynne, 1978; Péterfi, Ionescu, 1976). Предложенная этими авторами классификация морфологических типов водорослей лишена эволюционного смысла, она не соответствует существующим представлениям (Pascher, 1931; Fritsch, 1935, 1965; Fott, 1956, 1959, 1971; Голлербах, Полянский, 1951; Топачевский, 1962; Зеров, 1972, и др.) о магистральном пути эволюции в растительном мире по линии постепенной утраты подвижности и перехода к неподвижному прикрепленному образу жизни. На этом пути способность к формированию колоний, по-видимому, возникала неоднократно, независимо на разных эволюционных уровнях: монадном (*Eudorina*), амебоидном (*Chrysidiastrum*), пальмеллоидном (*Tetraspora*), коккоидном (*Korschpalmella*), нитчатом (*Nostoc*). Рассматриваемая классификация не выдержана и с точки зрения требований

---

[1] Некоторые авторы называют этот тип структуры тетраспоральным (Starmach, 1963), трансгрессивным (Fott, 1971) или гемимонадным (Hindák e. a., 1975).

[2] Предложенное для этого типа структуры название «протококкоидный» (Starmach, 1963) неудачно: род *Protococcus* (*Pleurococcus*) характеризуется не коккоидной, а редуцированной нитчатой структурой (см., например, Fott, 1971; Мошкова, 1979).

формальной логики; кроме того, она не отличается полнотой, так как среди одноклеточных водорослей не упоминаются неподвижные организмы с монадным типом протопласта (например, *Hypnomonas*, *Nautococcus*), среди колониальных — колонии амебоидных (*Chrysidiastrum*, *Chysarachnion*), коккоидных (типа *Korschpalmella*) и многоклеточных нитчатых организмов (типа *Nostoc*).

Поскольку преобладающее большинство ученых, начиная от A. Pascher и F. Fritsch, в учение о типах морфологической структуры тела водорослей вкладывают эволюционное содержание, целесообразно рассмотреть накопившиеся к настоящему времени данные о морфологии водорослей с точки зрения существующих представлений об основных направлениях эволюционного процесса в органическом мире (Северцов, 1925, 1939; Шмальгаузен, 1940; Тахтаджян, 1966; Парамонов, 1967; Полянский, 1970, 1971, 1972; Завадский, 1971; Тимофеев-Ресовский и др., 1977).

Как известно, в эволюционном процессе наблюдаются этапы поднятия морфофизиологической организации на более высокий уровень, которые характеризуются развитием универсальных приспособлений широкого значения и расширением среды обитания («ароморфозы», по А. Н. Северцову, 1925, 1939; или «арогенезы», по А. Л. Тахтаджяну, 1966),[3] что является базой для развития адаптивной радиации, создающей пути к проникновению в различные частные условия существования («идиоадаптации», по Северцову, или «идиогенезы», по Парамонову, 1967). Арогенезы — крупные этапы эволюции, открывающие возможности для дальнейшего прогрессивного развития, источники крупных таксономических групп с принципиально новой организацией. Идиогенезы, как правило, приводят к образованию слепых ветвей эволюции. И. И. Шмальгаузен (1940) различает несколько типов идиогенезов:[4] аллогенезы (частные приспособления, не связанные с узкой специализацией), телогенезы (приспособления к условиям суженной среды, ведущие к специализации), гипергенезы (процессы резкого увеличения размеров тела, сопровождающиеся нарушением пропорциональности его частей), катагенезы (приспособления к упрощенным условиям существования, которые выражаются в появлении признаков недоразвития, в снижении общего уровня организации).

Учение Северцова—Шмальгаузена об основных направлениях эволюционного процесса было разработано преимущественно на многоклеточных животных. Ю. И. Полянский (1970, 1971, 1972) впервые убедительно показал приложимость его к объектам на клеточном уровне организации (*Protozoa*). Вместе с тем он подчеркнул, что наряду с раскрытием общих закономерностей существенно важным является изучение специфики морфофизиологических закономерностей эволюции на разных уровнях организации. Особенно интересны в этом плане водоросли, объединяющие в пределах слоевцового строения исключительно разнообразные одноклеточные, колониальные, многоклеточные и неклеточные организмы, находящиеся на разных эволюционных уровнях и представляющие собой первые шаги в историческом развитии растительного мира.

В качестве одного из примеров крупного арогенеза у растений Парамонов (1967) называет приобретение водорослями монадного типа структуры,[5] обеспечившего возможность их широкого расселения в водной среде и поэтому биологически прогрессивного. Этот тип структуры оказался эволюционно перспективным, так как на его основе в дальнейшем «развились другие, более сложные структуры, связанные с утерей подвижности в вегетативном состоянии» (Парамонов, 1967: 396). По-видимому, и другие типы морфологической

---

[3] К. М. Завадский (1971) предложил разграничить термины «ароморфоз» (приобретение более совершенной организации каким-либо органом или развитие какой-либо одной более совершенной системы адаптаций) и «арогенез» (весь путь эволюции какого-либо таксона крупного ранга, включающий как отдельные ароморфозы, так и неароморфные приспособления типа идиоадаптаций, но не сужающие возможности дальнейшей эволюции). Однако мы понимаем ароморфоз в оригинальной трактовке Северцова, принимая терминологическую поправку (арогенез) Тахтаджяна (1966) и А. А. Парамонова (1967).

[4] Здесь и далее терминология дана по Парамонову (1967).

[5] Согласно примечанию автора, текст раздела о растениях написан им совместно с Ю. И. Полянским.

структуры тела водорослей следует рассматривать с точки зрения их эволюционного значения, возможности их интерпретации в качестве результатов крупных арогенезов в эволюции растительного мира.

Существенное дополнение в учение о типах структуры тела водорослей внес А. В. Топачевский (1962), заметивший, что в пределах каждого из типов структуры («форм строения», по Топачевскому) имеются «свои эволюционные ряды» (Топачевский, 1962: 81). Например, в пределах жгутикового и коккоидного типов структуры Топачевский отмечает следующие эволюционные ряды: одноклеточные → колониальные (ценобиальные), свободноплавающие → прикреплённые. Эволюционные ряды морфологических вариантов, имеющиеся в пределах каждого типа структуры, по-видимому, являются результатом идиогенезов, причем у водорослей, как и в других группах организмов, наблюдаются разные типы последних.

Амебоидный тип структуры, возможно, возник независимо на прокариотическом и эукариотическом уровнях жизни и был одной из первичных форм строения прокариотических водорослей (ср. Топачевский, 1962), хотя у ныне живущих прокариот этот тип структуры неизвестен (Скабичевский, 1960). Что касается эукариотических водорослей, то их амебоидные представители, по-видимому, возникли в результате катагенеза, т. е. приспособления к упрощенным условиям жизни (чаще всего это паразитические формы или обитатели биотопов, богатых детритом), что привело к вторичному упрощению строения их тела. В пользу этой точки зрения свидетельствует наличие более высоких форм организации (коккоидной или жгутиковой) в цикле развития большинства известных амебоидных эукариотических водорослей.

На примере трех родов — *Myxochloris*, *Chlamydomyxa* (*Xanthophyta*) и *Myxochrysis* (*Chrysophyta*) — А. М. Матвиенко (Матвієнко, Догадіна, 1978; Матвиенко, 1982) описала плазмодиальный тип структуры. Она предположила, что многоядерный плазмодий со многими хлоропластами и пульсирующими вакуолями типа *Myxochloris* мог дать начало сифональному типу структуры тела водорослей. Однако следует отметить, что тенденция к увеличению числа органелл, в первую очередь ядер, которая могла повлечь за собой образование ценоцитного таллома, довольно широко представлена у водорослей в разных систематических группах, на различных эволюционных уровнях, например: *Actinochloris*, *Characiosiphon* (*Tetrasporales*), *Chlorococcum*, *Macrochloris*, *Hydrodictyon*, *Pediastrum*, *Follicularia*, *Protosiphon* (*Chlorococcales*), *Trentepohliaceae* (*Ulotrichales*), *Perone*, *Botrydiopsis* (*Mischococcales*). Эту тенденцию, наблюдаемую у водорослей в пределах различных типов структуры (амебоидного, пальмеллоидного, коккоидного, нитчатого), по-видимому, можно рассматривать как явление полимеризации органелл, описанное В. А. Догелем и другими исследователями на примере простейших (Dogiel, 1929; Догель и др., 1964; Полянский, 1970, 1971, 1972). Однако если у *Protozoa* полимеризация органелл являлась «столбовой дорогой прогрессивной эволюции» (Полянский, 1970: 564), то у водорослей эта тенденция в большинстве случаев приводила к эволюционным тупикам. Она не сопровождалась интенсификацией, изменением или расширением функций, функциональной дифференциацией гомологичных органелл, вспышкой формообразовательных процессов, наблюдаемых у *Protozoa* (Полянский, 1970), поэтому полимеризация органелл у водорослей в большинстве случаев привела к изменениям, которые можно рассматривать как примеры гипергенезов на клеточном уровне (*Myxochloris*, *Myxochrysis*, *Characiosiphon*). Возможно, эти различия между водорослями и простейшими обусловлены особенностями их питания. Известно, что одна и та же тенденция (например, приспособления к паразитизму) в пределах различных групп организмов сопровождалась различными морфофункциональными изменениями, повышающими или, наоборот, снижающими общий уровень организации (Полянский, 1972). Лишь в пределах коккоидного типа структуры у водорослей, обладавших клеточной оболочкой и растительным типом протопласта (отсутствие пульсирующих вакуолей и стигм, наличие тонопласта), полимеризация органелл могла привести к арогенному возникновению сифонального и сифонокладального типов структуры тела водорослей (ср.: Топачевский, 1962).

Важным этапом на пути морфологической эволюции водорослей в направлении от подвижных монадных к типично растительным неподвижным формам (коккоидным, нитчатым и т. д.) было возникновение пальмеллоидного типа структуры (Fritsch, 1935, 1965). Возникновение этого типа структуры, несомненно, было результатом крупного арогенеза, определившего дальнейший путь развития всего растительного мира, характерной особенностью которого является неподвижный образ жизни. В толковании этого типа структуры в альгологической литературе наблюдаются значительные разногласия. Fritsch (1935, 1965) считал характернейшей особенностью пальмеллоидной структуры ее тесные филогенетические связи с монадной организацией, подчеркивая наличие между ними постепенных переходов. Вместе с тем он отмечал «пальмеллоидный габитус» водорослей, обладающих пальмеллоидной организацией, взрослые стадии которых имеют вид слизистых неправильной или неопределенной формы колоний, объединяющих отдельные, не связанные между собой клетки при наличии подвижных репродуктивных стадий. В дальнейшем в трактовке других авторов (Курсанов, Комарницкий, 1945; Комарницкий и др., 1975; Голлербах, Полянский, 1951; Голлербах, 1977; Топачевськй, Макаревич, 1955; Топачевский, 1962; Fott, 1956; Starmach, 1963; Round, 1965; Великанов и др., 1981) пальмеллоидный габитус стал доминирующим признаком в определении этого типа структуры. Так, в учебнике «Курс низших растений» (Великанов и др., 1981: 45) приведено следующее определение пальмеллоидной структуры: «Пальмеллоидный, или капсальный, тип организации представлен неподвижными клетками, погруженными в общую слизь», однако в этом определении утрачен важнейший признак — тесная филогенетическая связь с монадным типом организации. В такой трактовке пальмеллоидный тип структуры может объединять водоросли, находящиеся на разном эволюционном уровне. Ведь способность к образованию слизистых колоний, в которых отдельные особи не связаны между собой, наблюдается и среди амебоидных (*Rhizochrysis*), и среди монадных (*Eudorina*), и среди коккоидных (*Sphaerocystis*), и среди нитчатых (*Nostoc*) водорослей. Таким образом, приведенное выше определение пальмеллоидного типа структуры лишает его эволюционного смысла и определенного места среди основных ступеней морфологической дифференциации тела водорослей.

Вместе с тем А. А. Коршиков (*Korschikov*, 1926, 1932; Коршиков, 1953) обратил внимание на то, что среди водорослей пальмеллоидного габитуса имеются представители с монадным и коккоидным типом протопласта. Он подчеркнул, что филогенетические связи с монадными предками проявляются не столько в способности образовывать слизистые колонии, сколько в наличии в протопластах клеток, ведущих неподвижный образ жизни, признаков монадной организации — пульсирующих вакуолей, глазков, а иногда и псевдоцилий, очевидно, являющихся рудиментарными органеллами. Используя этот признак, он выделил новый порядок зеленых водорослей — *Vacuolales*, объединяющий водоросли пальмеллоидного (типа *Tetraspora*) и коккоидного (типа *Nautococcus*) габитусов с монадным типом протопласта.

На основании этих работ Коршикова B. Fott (1959, 1971) в характеристику пальмеллоидного (капсального, или трансгрессивного) типа структуры ввел новый признак — наличие пульсирующих вакуолей (и стигм) в протопластах неподвижных клеток. Это существенное дополнение было принято другими авторами (Hindák e. a., 1975; Воденичаров, 1975; Ettl, 1978, 1980; Urban, Kalina, 1980; Топачевский, Масюк, 1984). Оно внесло существенные изменения в классификацию водорослей, в частности создало принципиальную основу для разграничения *Tetrasporales* и *Chlorococcales* (Fott, 1971, 1972; Hindák e. a., 1975; Ettl, Komárek, 1982; Komárek, Fott, 1983, и др.).

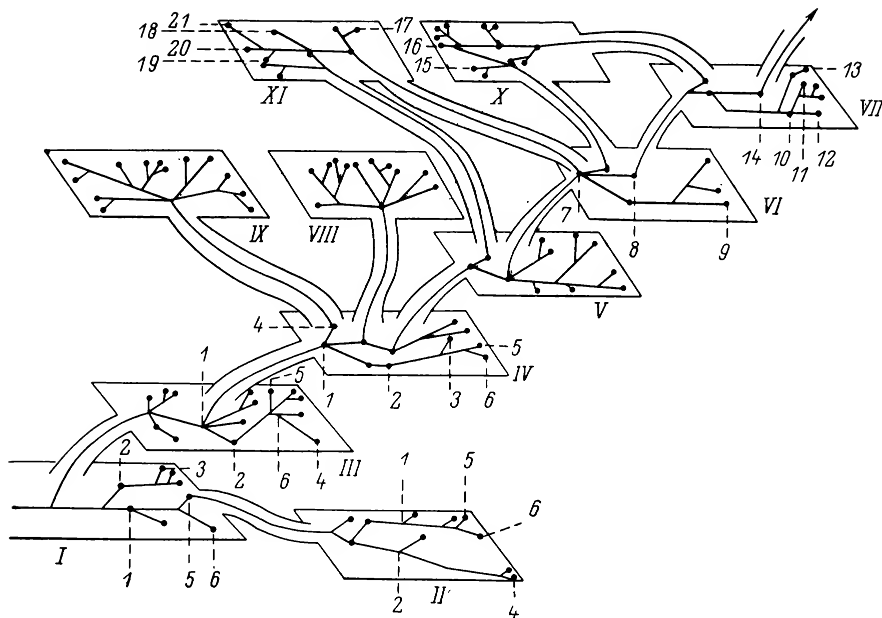
Изменения в трактовке пальмеллоидного типа структуры привели к появлению новых терминов. Так, Fritsch (1935, 1965) называл этот тип структуры пальмеллоидным («Palmelloid type»), Fott в первых изданиях своего учебника (Fott, 1956, 1959) — капсальным, слизистым («Kapsálni, slizové organisace», «Die kapsale (Schleim-)Organisationstuffe»), а в последующем (Fott, 1971) — трансгрессивным («Die transgressive Organisation»), различая в пределах последнего капсальную (голые протопласты, всегда погруженные в слизь) и тетра-

споральную (покрытые оболочкой клетки, способные существовать и без слизи) организации. F. Hindák с соавторами (1975) предложили термин «гемимонадный» («Hemimonádový vývojové stupne»), по своему значению наиболее точно соответствующий современному толкованию этого типа организации. Что касается термина «пальмеллоидный», то он устарел не только по содержанию, но и по форме, так как является производным от названия рода *Palmella*, современной систематикой отвергаемого (Fott, 1974).

Изменение в трактовке пальмеллоидного типа структуры уточнило также понимание коккоидного типа, объединяющего одноклеточные и колониальные водоросли, неподвижные в вегетативном состоянии, клетки которых всегда одеты клеточной оболочкой и имеют протопласт, типичный для растений, без пульсирующих вакуолей и стигм (Hindák e. a., 1975; Ettl, 1980; Ettl, Komárek, 1982). Утрата признаков монадной структуры в строении клетки у организмов, ведущих неподвижный растительный образ жизни, была следующим крупным шагом в эволюции водорослей.

Одним из наиболее значительных событий в эволюции растительного мира, с которым связано возникновение многоклеточных, а впоследствии и макроскопических растений, было появление способности к вегетативному делению (цитотомия, desmoschisis) у одетых оболочками клеток водорослей (Fritsch, 1935, 1965; Топачевский, 1962; Седова, 1977). В альгологической литературе распространено мнение, согласно которому простейшей формой многоклеточного слоевища водорослей была простая, неразветвленная однорядная нить (Fritsch, 1935, 1965; Голлербах, Полянский, 1951; Топачевский, 1962, и др.), возникновение которой легко представить себе от предковых форм, обладающих изначальной полярностью (подвижные типа *Chlamydomonas*, неподвижные типа *Characium*). Однако, по мнению Ю. Е. Петрова (1973), нитчатое слоевище, образующееся в результате упорядоченного деления клеток строго в одной плоскости, могло возникнуть лишь в ходе длительной эволюции, тогда как первичным многоклеточным водорослям, очевидно, свойственно было деление клеток в разных направлениях с образованием объемных скоплений клеток типа современных *Chlorosarcinales* (Петров, 1973). Эти водоросли, сохраняющие «коккоидный габитус», но уже обладающие способностью к цитотомии более простого типа (Седова, 1977), очевидно, представляют собой важную ступень в морфологической эволюции водорослей, связывающую одноклеточные и колониальные коккоидные формы, не обладающие способностью к вегетативному делению клеток, с многоклеточными нитчатыми и паренхиматозными. Поэтому считаем целесообразным выделить дополнительно новый тип структуры вегетативного тела водорослей — сарциноидный, представленный среди зеленых водорослей порядком *Chlorosarcinales*. Возникновение сарциноидного типа структуры, несомненно, было результатом крупного арогенеза, послужившего базисом для дальнейшей эволюции растений в направлении формирования многоклеточных макроскопических талломов.

Тенденцию к увеличению размеров тела считают одной из наиболее общих в эволюции органического мира (Эрлих, Холм, 1966). В мире растений она осуществлялась неоднократно, различными путями. В частности, в пределах зеленых водорослей, представляющих наибольший эволюционный интерес в качестве предшественников высших растений (Зеров, 1972; Stewart, Mattox, 1975; Письяукова, 1980, и др.), кроме магистрального эволюционного пути, возникшего на основе вегетативного деления клеток, приведшего в дальнейшем к формированию нитчатого, разнонитчатого, паренхиматозного и псевдопаренхиматозного типов структуры, намечаются еще по меньшей мере два эволюционных направления. Одно из них привело к образованию *Siphonocladales*, у которых макроскопическое многоклеточное слоевище формируется за счет своеобразного сегрегативного деления клеток; результатом второго было возникновение *Bryopsidales*, в их пределах макроскопическое неклеточное слоевище образуется лишь за счет разрастания клеток и деления клеточных органелл, без формирования клеточных перегородок. Оба направления завершились созданием крупных таксономических групп с принципиально новой уникальной организацией, представители которых, особенно в прошедшие геологические эпохи, получили широкое распространение в морях и океанах всего мира,



Гипотетическая схема наиболее крупных арогенезов (*I*, *III—XI*) и идиогенезов (*II*, *1—21*) в морфологической эволюции эукариотических водорослей.

Тип структуры: *I* — монадный, *II* — амебоидный, *III* — гемимонадный, *IV* — коккоидный, *V* — сарциноидный, *VI* — нитчатый, *VII* — разнонитчатый, *VIII* — сифонокладальный, *IX* — сифональный, *X* — псевдопаренхиматозный, *XI* — паренхиматозный. *1* — одноклеточные; *2* — колониальные; *3* — ценобиальные; *4* — плазмодиальные или ценоцитные; *5* — неприкрепленные, свободноплавающие; *6* — прикрепленные; *7* — простая нить; *8* — ветвящаяся нить; *9* — многорядная нить; *10* — тип *Stigeoclonium*; *11* — тип *Coleochaete*; *12* — тип *Draparnaldia*; *13* — тип *Chara*; *14* — тип *Fritschiella*; *15* — одноосевой таллом; *16* — многоосевой; *17* — пластинчатый таллом; *18* — тип *Sphacelaria*; *19* — тип *Dictyota*; *20* — тип *Fucus*; *21* — тип *Laminaria*.

поэтому целесообразно рассматривать их в качестве арогенно возникших самостоятельных типов структуры вегетативного тела водорослей.

Противоречивые точки зрения существуют относительно тканевого (паренхимного, паренхиматозного) и ложнотканевого (псевдопаренхимного, псевдопаренхиматозного) типов структуры. Fritsch (1935, 1965) считал, что последующая эволюция нитчатого слоевища водорослей проходила тремя путями: 1) срастанием отдельных ветвей разветвленной нити с образованием одноосевого псевдопаренхиматозного таллома (тип *Dumontia incrassata*); 2) срастанием многих ветвящихся нитей с образованием многоосевого псевдопаренхиматозного таллома (тип *Scinaia furcellata*); 3) делением клеток первичной нити в разных направлениях с образованием паренхиматозных тел (тип *Litosiphon pusillus*). Наличие у водорослей паренхиматозного и псевдопаренхиматозного типов структуры как наивысшей ступени морфологической дифференциации их тела отстаивал Топачевский (1962), признают Д. Воденичаров (1975), Z. Urban, T. Kalina (1980), В. В. Письяукова (1980) и др. Однако некоторые ученые (Fott, 1956, 1959, 1971; Starmach, 1963; Hindák e. a., 1975; Комарницкий и др., 1975; Голлербах, 1977; Великанов и др., 1981) в перечне основных ступеней морфологической дифференциации тела водорослей опускают эти типы структуры. Попытку обосновать последнюю точку зрения предпринял Петров (1977), отметивший, что термины «паренхима» и «паренхиматический» для бурых водорослей, в частности, имеют относительное значение, поскольку у высших растений паренхимой называют ткани, состоящие из изодиаметрических клеток, а у водорослей такие ткани наблюдаются редко. Таким образом, возражения Петрова касаются лишь терминологии. Хотя паренхиматозные и псевдопаренхиматозные структуры водорослей неравнозначны тканям высших растений (что отмечал еще Fritsch), однако нет никаких оснований отрицать их существование как наивысших этапов морфологической дифференциации тела водорослей, достигнутых в процессе их эволюции. Подчеркивая своеобразие этих типов организации тела водорослей, их неравноценность с тканями высших растений, считаем необходимым рассматривать их как самостоятель-

ные арогенно возникшие типы структуры водорослей, сохранив за ними названия «паренхиматозный» и «псевдопаренхиматозный», предложенные Fritsch (1935) и широко применяемые в альгологической литературе в течение последних 50 лет.

В качестве итога изложенного выше материала приводим гипотетическую схему соотношения основных форм морфологической эволюции эукариотических водорослей (см. рисунок), принцип построения которой заимствован у А. Н. Северцова (Парамонов, 1967 : 399).

Таким образом, предлагается рассматривать 10 основных ступеней морфологической дифференциации тела эукариотических водорослей арогенного происхождения: монадную, гемимонадную, коккоидную, сарциноидную, трихальную, гетеротрихальную, паренхиматозную, псевдопаренхиматозную, сифональную и сифонокладальную. Амебоидный тип структуры у эукариотических водорослей представляет собой снижение уровня организации как результат катагенеза, хотя у гипотетических предков прокариот он, возможно, был первичным типом организации вегетативного тела. В пределах отдельных типов структуры на разных эволюционных уровнях наблюдаются свои эволюционные ряды, образовавшиеся в результате идиогенезов, например: 1) одноклеточные → колониальные (ценобиальные); 2) свободноплавающие → прикрепленные; 3) одноядерные → многоядерные (ценоцитные) и др. Два первых из них, по-видимому, образовались как результат аллогенезов, последний может быть примером гипергенеза на клеточном уровне. Харофитная организация, вероятно, возникла в результате телогенеза на уровне гетеротрихального типа структуры. Следует отметить, что идиогенезы на разных эволюционных уровнях нередко носят параллельный характер (ср.: Масюк, 1981).

Что касается прокариотических водорослей, то у них наблюдаются независимо арогенно возникшие прокариотический коккоидный, прокариотический трихальный и прокариотический гетеротрихальный типы структуры.

ЛИТЕРАТУРА

Великанов Л. Л., Гарибова Л. В., Горбунова Н. П. и др. Курс низших растений. М.: Высш. школа, 1981. 520 с. — *Визначник* прісноводних водоростей Української РСР. Вип. 1—12. Київ: Вид-во АН УРСР, Наук. думка, 1938—1983. — *Воденичаров Д.* Ботаника. Втора част. Систематика на растенията. София: Наука и изкуство, 1975. 787 с. — *Голлербах М. М.* Основные типы морфологической структуры тела водорослей. — В кн.: Жизнь растений. Т. 3. Водоросли, лишайники. М.: Просвещение, 1977, с. 32—37. — *Голлербах М. М., Полянский В. И.* Пресноводные водоросли и их изучение. Определитель пресноводных водорослей СССР в 14 выпусках. Вып. 1. Общая часть. М.: Сов. наука, 1951. 200 с. — *Догель В. А., Полянский Ю. И., Хейсин Е. М.* Общая протозоология. М.; Л.: Наука, 1964. 592 с. — *Завадский К. М.* К исследованию движущих сил арогенеза. — Журн. общ. биол., 1971, т. 32, № 5, с. 515—529. — *Зеров Д. К.* Очерк филогении бессосудистых растений. Киев: Наук. думка, 1972. 316 с. — *Комарницкий Н. А., Кудряшов А. В., Уранов А. А.* Ботаника. Систематика растений. М.: Просвещение, 1975. 608 с. — *Коршиков О. А.* Підклас Протококові (*Protococcineae*). Вакуольні (*Vacuolales*) та Протококові (*Protococcales*). — В кн.: Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Київ: Вид-во АН УРСР, 1953. 439 с. — *Курсанов Л. И., Комарницкий Н. А.* Курс низших растений. М.: Сов. наука, 1945. 488 с. — *Масюк Н. П.* Морфологический параллелизм и систематика водорослей. — В кн.: Проблемы эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении растений. Киев: Наук. думка, 1981, с. 176—188. — *Матвиенко А. М.* О плазмодиальной структуре тела водорослей. — В кн.: VII съезд УБО. Тез. докл. Киев: Наук. думка, 1982, с. 305. — *Матвієнко О. М., Догадіна Т. В.* Жовтозелені водорості — *Xanthophyta*. — В кн.: Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вип. 10. Київ: Наук. думка, 1978. 512 с. — *Мошкова Н. О.* Улотриксові водорості — *Ulotrichales*. Кладофорові водорості — *Cladophorales*. — В кн.: Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вип. 6. Київ: Наук. думка, 1979. 499 с. — *Новичкова-Иванова Л. Н.* Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. Л.: Наука, 1980. 256 с. — *Определитель* пресноводных водорослей СССР. Вып. 1—14. М.; Л.: Сов. наука, Изд-во АН СССР, Наука, 1951—1983. — *Парамонов А. А.* Пути и закономерности эволюционного процесса (Основные принципы филогенетики). — В кн.: Современные проблемы эволюционной теории. Л.: Наука, 1967, с. 342—441. — *Петров Ю. Е.* О возникновении многоклеточности у водорослей. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 1, с. 11—19. — *Петров Ю. Е.* Отдел бурые водоросли (*Phaeophyta*). — В кн.: Жизнь растений. Т. 3. Водоросли, лишайники. М.: Просвещение, 1977, с. 143—192. — *Письяукова В. В.* Элементы морфологической эволюции растений. Л.: ЛГПИ, 1980. 77 с. — *Полянский Ю. И.* О морфофизиологических закономерностях эволюции простейших. — Зоол. журн., 1970, т. 49, № 4, с. 560—569. — *Полянский Ю. И.* О своеобразных чертах прогрессивной эволюции на клеточном уровне организации. — Журн. общ. биол., 1971, т. 32,

№ 5, с. 541—548. — *Полянский Ю. И.* Эволюция простейших и морфофизиологические закономерности эволюционного процесса. — В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972, с. 286—293. — *Северцов А. Н.* Главные направления эволюционного процесса. М.: Изд-во МГУ, 1925. 150 с. — *Северцов А. Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с. — *Седова Т. В.* Основы цитологии водорослей. Л.: Наука, 1977. 172 с. — *Скабичевский А. П.* К вопросу о филогенезе окрашенных флагелят и некоторых других близких им организмов. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1960, т. 65, вып. 4, с. 52—59. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 610 с. — *Тимофеев-Ресовский Н. В.*, *Воронцов Н. Н.*, *Яблоков А. В.* Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 302 с. — *Топачевский А. В.* Вопросы цитологии, морфологии, биологии и филогении водорослей. Киев: Изд-во АН УССР, 1962. 236 с. — *Топачевський О. В.*, *Макаревич М. Ф.* Короткий визначник прісноводних водоростей УРСР. Київ: Рад. школа, 1955. 311 с. — *Топачевский А. В.*, *Масюк Н. П.* Пресноводные водоросли Украинской ССР, Киев: Вища школа, 1984. 334 с. — *Шмальгаузен И. И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 231 с. — *Эрлих П.*, *Холм Р.* Процесс эволюции. М.: Мир, 1966. 330 с. — *Alexopoulos C. J.*, *Bold H. Ch.* *Algae* and *Fungi*. N. Y.; London: Macmillan-Collies, 1967. 135 p. — *Bold H. Ch.* The plant kingdom. Englewood Cliffs (N. Y.): Prentice Hall, 1977. 310 p. — *Bold H. Ch.*, *Wynne M. J.* Introduction to the algae. Structure and reproduction. New Jersey: Prentice Hall, 1978. 706 p. — *Bourrelly P.* Les algues d'eau douce. Initiation à la systématique. T. 1. Les algues vertes. Réimression revue et augmentée. Paris, 1972. 572 p. — *Bourrelly P.* Les algues d'eau douce. Initiation à la systématique. T. 2. Les algues jaunes et brunes. Chrysophycées, Phaeophycées, Xanthophycées et Diatomées. Réimression revue et augmentée. Paris, 1981. 517 p. — *Chadefaud M.* Traité de botanique. Systématique. T. 1. Les végétaux non vasculaires. Cryptogamie. Paris: Masson, 1960. 1018 p. — *Chapman A. R. O.* Biology of seaweeds: levels of organization. Baltimore: Univ. Park Press, 1979. 134 p. — *Christensen T.* Alger. — In: Botanik, vol. 2/Eds T. Böcher, M. Lange, T. Sørensen. København, 1966, p. 11—166. — *Die Süsswasserflora* Deutschlands, Österreichs und der Schweiz/Ed. by A. Pascher. Bd 1—7, 9—12, 14—15, 1913—1936. — *Dogiel V. A.* Polymerization als ein Prinzip der progressiven Entwicklung bei Protozoen. — Biol. Centralbl., 1929, N 59, S. 451—469. — *Doyle W. T.* Nonvascular plants: form and function. London; Macmillan, 1964. 147 p. — *Ettl H.* *Xanthophyceae.* 1 Teil. Süsswasserflora von Mitteleuropa. Bd 3. Jena: Fischer Verlag, 1978. 530 S. — *Ettl H.* Grundriß der allgemeinen Algologie. Jena: Fischer Verlag, 1980. 549 S. — *Ettl H.*, *Komárek J.* Was versteht man unter dem Begriff «coccal Grünalgen»? Systematische Bemerkungen zu den Grünalgen. II. — Arch. Hydrobiol. Suppl., 1982, T. 60, N 4 (Algological Studies 29), S. 345—374. — *Fott B.* Sinice a řasy. Praha: Nakladatelstvi ČSAV, 1956. 391 s. — *Fott B.* Algenkunde. Jena: VEB G. Fischer Verlag, 1959. 482 S. — *Fott B.* Algenkunde. Zweite, völlige umgearbeitete Auflage. Jena: Fischer Verlag, 1971. 581 S. — *Fott B.* *Tetrasporales.* Das Phytoplankton des Süßwassers. T. 6. Stuttgart: Schweizerbart, 1972. 110 S. — *Fott B.* Taxonomie der palmelloiden *Chlorococcales* (familie *Palmogloeaceae*). — Preslia, 1974, t. 46, N 1, S. 1—31. — *Fritsch F. E.* The structure and reproduction of the algae. Vol. 1. Cambridge: Univ. Press, 1935. 791 p. — *Fritsch F. E.* The structure and reproduction of the algae. Vol. 1. Ed. 4-e. Cambridge: Univ. Press, 1965. 791 p. — *Hindák F.*, *Komárek J.*, *Marvan P.*, *Růžička J.* Kľúč na určovanie výtrusných rastlin. I diel. Riasy. Bratislava: Slovenské pedagogické nakladateľstvo, 1975. 399 S. — *Komárek J.*, *Fott B.* *Chlorophyceae.* Ordnung *Chlorococcales.* Das Phytoplankton des Süßwassers. Systematik und Biologie. Teil 7, 1. Hälfte. Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 1983. 1040 S. — *Korschikov A. A.* On some new organisms from the groups *Volvocales* and *Protococcales*, and on the genetic relations of these groups. — Arch. Protistenk., 1926, Bd 55, S. 439—503. — *Korschikov A. A.* Studies in the *Vacuolatae*. I. — Arch. Protistenk., 1932, Bd 78, S. 557—612. — *Pascher A.* Über Flagellaten und Algen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1914, N 32, S. 136—160. — *Pascher A.* Von einer allen Algenreihen gemeinsamen Entwicklungsregel. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1918, N 36, S. 390—409. — *Pascher A.* Über die morphologische Entwicklung der Flagellaten zu Algen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1924, N 42, S. 148—155. — *Pascher A.* Systematische Übersicht über die mit Flagellaten in Zusammenhang stehenden Algenreihen und Versuch einer Einreihung dieser Algenstämme in die Stämme des Pflanzenreiches. — Beih. Bot. Centralbl., 1931, T. 48, N 2, S. 317—332. — *Pascher A.* Über die morphologische Vergleichbarkeit der Fadenalgen und der fadenförmigen Moos- und Farnvorkeime. — Proc. 5-th Intern. Bot. Congr. Cambridge, 1930 (1931), p. 322—324. — *Péterfi St.*, *Ionescu Al.* Tratat de algologie. Vol. 1. Bucuresti: Acad. RSR, 1976. 588 S. — *Round F. E.* The biology of the algae. London: Arnold, 1965. 269 p. — *Smith G. M.* Cryptogamic botany. 1. *Algae* and *Fungi*. 2 ed. N. Y. etc.: Mc Graw-Hill Publ., 1955. 546 p. — *Starmach K.* Flora słodkowodna Polski. T. 1. Rośliny słodkowodne. Wstep ogólny i zarys metod badania. Warszawa: Państwowe wydawnictwo naukowe, 1963. 272 S. — *Stewart D. K.*, *Mattox K. R.* Comparative cytology, evolution and classification of the green algae with some consideration of the origin of other organisms with chlorophylls A and B. — Bol. Rev., 1975, vol. 41, N 1, p. 105—135. — *Urban Z.*, *Kalina T.* Systém a evoluce nižších rostlin. Praha: Státní pedagogické nakladatelství, 1980. 417 S.

Киевский
государственный университет им. Т. Г. Шевченко.

Получено 11 XII 1984.

SUMMARY

Based upon the review of literature on morphological types of algal body from the view point of current notions of the principal evolutionary trends in organic world, it has been proposed to consider ten arogeneously emerged types of vegetative body structure in eukaryotic algae: monadoid, hemimonadoid, coccoid, sarcinoid, trichous, heterotrichous, parenchymatous, pseudoparenchymatous, siphoneous, siphonocladous. Amoeboid structural type in eukaryotic algae has probably evolved as a result of catagenesis. Evolutionary series within different types of structure are considered as having resulted from idiogeneses. The emergence of coenocytic organization within amoeboid, hemimonad, coccoid structural types serves example of hypergeneses at the cellular level. The charophytic organization is believed to have evolved as a result of telogenesis at the level of heterotrichous structural type. Parallelism has been observed in the lines of idiogenous processes at different evolutionary levels. Interpretations of some structural types and some problems in terminology have been specified.

УДК 561.47.763.13 (477.46)

И. А. Шилкина, М. П. Долуденко

FRENELOPSIS И *CRYPTOMERIA* — ДОМИНАНТЫ ПОЗДНЕАЛЬБСКОЙ ФЛОРЫ УКРАИНЫ

I. A. SHILKINA, M. P. DOLUDENKO. *FRENELOPSIS* AND *CRYPTOMERIA* AS DOMINANTS OF THE LATE ALBIAN UKRAINIAN FLORA

Описано строение окремненной древесины двух видов хвойных *Frenelopsis kaneviensis* (*Cheirolepidiaceae*) и *Cryptomeria pimenovae* sp. nov. (*Taxodiaceae*). Древесина хейролепидиевых представляет собой особый тип среди древесин мезозоя, для которого характерно сочетание смешанного типа поровости трахеид и араукариоидного (кордаитоидного) типа поровости на полях перекреста. От наиболее близкой древесины сем. *Araucariaceae* древесина хейролепидиевых отличается иным типом поровости трахеид. Особенности строения древесины и эпидермы дают основание полагать, что климат в позднем альбе Украины был умеренно теплым.

Меловая флора Украины была известна еще в конце прошлого века. Список ископаемых растений, определенных И. Ф. Шмальгаузеном, помещен в работе Г. А. Радкевича (1895). Однако впервые ее описала Н. В. Пименова (1939); список флоры насчитывал 8 видов, 7 из них относились к хвойным. Из этого списка наше внимание привлек *Frenelopsis hoheneggeri* Schenk, поскольку это была первая находка *Frenelopsis* на территории нашей страны. Второй вид этого рода *F. harrisii* Doludenko et Reymanówna был описан из сеномана Таджикистана (Долуденко, 1978; Doludenko, Reymanówna, 1978).

Изучение литературы и каменного материала по *Frenelopsis* позволило усомниться в правильности отнесения украинского *Frenelopsis* к *F. hoheneggeri*, знакомство же с музейным материалом из коллекции Пименовой показало его удивительную сохранность и пригодность для микроскопического изучения анатомии как на световом, так и на сканирующем микроскопах; на окремненных веточках сохранилась минерализованная пленка, замещающая кутикулу, на которой были видны мельчайшие детали клеточного строения эпидермы. Необходимо было собрать дополнительный материал, пригодный для изучения эпидермального строения стеблей и листьев, а также древесины, постараться найти веточки *Frenelopsis* с неокремненной фитолеймой. Такие образцы удалось собрать.

Полевые работы, проведенные М. П. Долуденко в 1983 г., выявили доминирование хвойных семейств *Cheirolepidiaceae* и *Taxodiaceae*. Сохранность материала оказалась поразительной. Ветки хвойных сохранились в объеме. В типовом местонахождении Марьин овраг у некоторых образцов на боковых побегах *Frenelopsis* сохранилась кутикула, а их внутреннее строение сохранилось благодаря минерализации. Материал, собранный нами в других местах, полностью минерализован, даже кутикула. Применение сканирующего микроскопа позволило изучить строение эпидермы как на фитолейме, так и прямо на окремненных образцах. Специальному изучению *Frenelopsis* посвящена статья G. Barale и M. P. Doludenko (1985). Установлено, что *Frenelopsis* из окрестностей г. Канева относится не к *F. hoheneggeri*, а к новому виду *F. kaneviensis* Barale et Doludenko. Анатомическое строение древесины веточек *Frenelopsis* эти авторы не изучали.

Настоящая статья посвящена в основном описанию древесин двух видов хвойных: *Frenelopsis kaneviensis* (*Cheirolepidiaceae*) и *Cryptomeria pimenovae* sp. nov. (*Taxodiaceae*).

Окремненные остатки *Frenelopsis*, *Cryptomeria* и других растений были собраны на территории Украинского кристаллического массива (щита) в районе Каневских дислокаций в глауконитовых песчаниках верхнего альба в оврагах Марьин, Холодный, Малый Пекарский.

Нижнемеловые отложения Украинского щита состоят из двух толщ осадков: нижней — континентальной — и верхней — морской, последняя соответствует по возрасту верхнему или всему альбу (Иванников, Пермяков, 1967). Отложения альбского яруса представлены здесь морскими осадками, залегающими на более древних породах — от кристаллического фундамента до континентального нижнего мела. В центральном районе Украинского щита морские альбские отложения представлены верхним подъярусом с характерной фауной, собранной А. В. Иванниковым в 1950 г.: Elobiceros browni Haas, Lucina downesi Woods, Exogyra arduennensis Orb., Chlamys gualtinus Woods и другие виды, среди которой обнаружен зональный вид средней зоны верхнего альба — Mortoniceras (Pervinquieria) inflata (Sow.) (Иванников, Пермяков, 1967). Кроме того, здесь найдены альбские фораминиферы, описанные О. К. Каптаренко-Черноусовой (1954).

В литологическом отношении альбские отложения — это пески сероватозеленые, глауконитовые, разнозернистые, кварцевые. В песках встречаются прослои и стяжения крепкого сливного глауконитового песчаника зеленовато-серого цвета с отпечатками растений, обломками древесины и фауной. Пески и песчаники верхнеальбского возраста лучше выражены в южной части района Каневских дислокаций. Они залегают на размытой поверхности келловейских глин или на гравийно-галечном слое (нижний мел) и связаны постепенным переходом с вышележащими отложениями сеноманского яруса. Некоторые авторы относят глауконитовые пески к сеноману, не разделяя их на верхнеальбские и сеноманские (Пименова, 1939; Палиенко и др., 1971; Лаврушин, Чугунный, 1982, и др.).

Прибрежно-морские отложения глауконитовых песков и песчаников приурочены в основном к окраинам Украинского щита. По мнению Пименовой (1939), местом распространения флоры на территории Украины являлась, очевидно, кристаллическая полоса, выступавшая в виде острова над мелким морем, осадки которого отложились по северо-западной, южной и юго-восточной окраинам кристаллической полосы.

Судя по многочисленным остаткам хвойных, доминантами являлись хвойные *Frenelopsis* и *Cryptomeria*. Встречено также несколько отпечатков *Brachyphyllum*, несколько различных шишек, два отпечатка покрытосеменных и один отпечаток *Sagenopteris*. По-видимому, побережье верхнеальбского моря было покрыто хейролепидиево-таксодиевым лесом.

Состав флоры свидетельствует о том, что климат был достаточно теплым, а данные по древесинам — о том, что климат был теплоумеренным с достаточной увлажненностью. У *Cryptomeria* слои прироста выражены отчетливо, переход от ранней древесины к поздней можно считать резким. Бóльшую часть слоя прироста составляет ранняя древесина, а поздняя представлена только двумя-тремя слоями сплюснутых трахеид. Это свидетельствует о том, что условия роста были благоприятны и период покоя был очень небольшим.

Исключительно редкие находки покрытосеменных и неупорядоченный тип жилкования обнаруженного покрытосеменного подтверждают скорее верхнеальбский возраст глауконитовых песчаников с флорой, чем сеноманский, где покрытосеменные обычно встречаются чаще и листья имеют правильное симметричное жилкование.

Frenelopsis kaneviensis Barale et Doludenko (рис. 1, 3, табл. I, II). Здесь мы помещаем фотографию и рисунок (рис. 1) фрагмента побега *Frenelopsis*, на котором видны два узла и междоузлие. В каждом узле имеется по три листочка, в соседних узлах листочки расположены супротивно.

Описание древесины. Облиственная веточка (обр. 2-121) около 1.5 мм в диам. Все ткани минерализованы и хорошо сохранились. На табл. I,

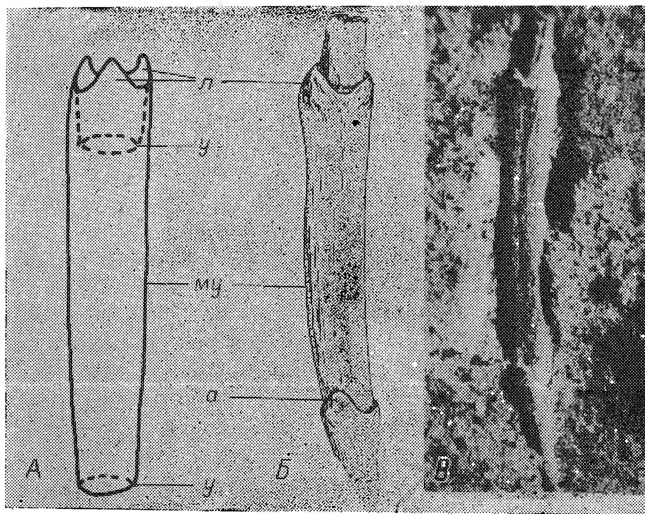


Рис. 1. *Frenelopsis kaneviensis*.

А — схема членика *Frenelopsis*: *у* — узел, *му* — междоузлие, *л* — свободная часть листочка; *Б*, *В* — фрагмент побега с двумя узлами и междоузлием, обр. 4729/1-68, ×5. Украинская ССР, окрестности г. Канева, Холодный овраг, верхний альб.

2 показан поперечный разрез стебля, на котором видны лист, кора, древесина с листовой щелью и шестилучевая сердцевина. В древесине можно различить формирование второго годичного слоя.

Вторичная древесина состоит из трахеид и лучевой паренхимы. Трахеиды неправильно-многоугольной и овальной формы, тонкостенные, с крупной полостью (табл. I, *6*, обр. 2-126), окончания трахеид вытянутые, закругленные. Поры расположены только на радиальных стенках, поровость однорядная, свободная и сомкнутая, поры округлые, если лежат свободно, и округло-четырехугольные, если сомкнуты (табл. II, *9*). Поры могут занимать всю стенку или располагаться цепочками по 2—3, в этом случае поры обычно сомкнутые (табл. II, *7*, *10*, *11*). Отверстия пор округлые, включенные, торус не обнаружен. Крассулы отсутствуют.

Лучи умеренномногочисленные, низкие, от 1 до 6 слоев клеток в высоту (преобладают 1—3 слоя), только однорядные (табл. II, *1*). Все стенки клеток лучей тонкие, гладкие. В связи с тем, что древесина молодая, преобладают поля перекреста стоячие, т. е. прямоугольные, вытянутые вертикально. Поры на полях перекреста сохранились плохо, и мы не смогли получить хороших снимков. На световом микроскопе нам удалось установить так называемые купрессоидные поры, относительно крупные, в количестве 5—8 пор на поле, в очередном расположении, занимающие все поле перекреста. Поры округлые или слегка угловатые, сближены, иногда сомкнуты. Окаймление у пор широкое, отверстия овальные, наклонные. Древесная паренхима отсутствует.

Протоксилема. Первичная ксилема эндархная, хорошо сохранилась и видна как на поперечном, так и на продольном срезах. Трахеиды первичной ксилемы узкие, тонкостенные, спиральные, лестничные, сетчатые и точечные (табл. II, *2*, *3*, *8*). Сердцевина (обр. 2-126) состоит из круглых изодиаметрических паренхимных и несколько удлиненных склеренхимных клеток (табл. I, *1*).

Описание верхушки веточки *Frenelopsis kaneviensis* (обр. 4729/1-79). Поперечное сечение через междоузлие (табл. I, *8*) показывает округло-треугольную форму стебля, который состоит из первичной коры и проводящего цилиндра. Кора широкая, составляет основную часть стебля, в ней различаются эпидерма, один слой гиподермы и коровая паренхима. В коре отчетливо видны три листовых следа разной величины (в разных фазах). Это указывает на то, что листья входят в стебель на разном уровне.

Проводящий цилиндр состоит из первичной и вторичной ксилемы и сердцевины, первичная ксилема — из кольчатых, спиральных, лестничных и то-

чечных трахеид, вторичная ксилема (древесина) — из тонкостенных трахеид с тупыми окончаниями. Поры только на радиальных стенках, однорядные, обычно свободные, иногда сомкнутые, округлой формы, с округлыми включенными отверстиями. Крассулы отсутствуют. Отмечена единственная септированная трахеида (табл. II, *4*). Лучи низкие, 1—3 слоя в высоту, только однорядные. Поры на полях перекреста купрессоидные, в очередном расположении, до 7 пор на поле.

Поперечный срез листа (обр. 2-126). Лист на поперечном срезе (табл. I, *3*) имеет вид треугольника. Снаружи лист покрыт эпидермой, основная, ассимиляционная часть листа представлена губчатой тканью. Проводящий пучок расположен в центре, он состоит из ксилемы, флоэмы (разрушена), трансфузионной ткани, лежащей латерально, и склеренхимы, которая прикрывает пучок сверху, в виде «шапочки». Трансфузионная ткань состоит из изодиаметрических клеток, неправильно-многоугольной формы, с крупными простыми порами. Склеренхима представлена крупными многоугольными клетками с очень толстыми стенками и маленькой полостью. Иногда можно различить поры, пронизывающие толщу стенки.

Сравнение. Характерными признаками древесины *Frenelopsis kaneviensis* являются однорядная поровость трахеид смешанного типа (с преобладанием араукариоидной), многочисленные так называемые купрессоидные поры на полях перекреста в очередном расположении и отсутствие паренхимы.

Наиболее близка по строению к исследуемому нами виду древесина веточки *Pseudofrenelopsis parceramosa* (Fontaine) Watson из вельда Англии (Alvin e. a., 1981). Вид этот установлен по морфологии и по строению кутикулы. Как и в нашем случае, у *P. parceramosa* поровость трахеид только однорядная, с преобладанием слитых пор, поры на полях перекреста многочисленные, слитые, в очередном расположении. Отличия в основном количественные: у *Frenelopsis kaneviensis* до 6 пор на поле перекреста, а у *Pseudofrenelopsis parceramosa* — до 11. Кроме того, различаются они и по типу элементов первичной ксилемы: у исследованного нами вида наблюдается постепенный переход от кольчатых к точечным трахеидам, что является более примитивным типом первичной ксилемы по сравнению с первичной ксилемой *P. parceramosa*, у которого отмечены только спиральные трахеиды.

В одном местонахождении вместе с веточками *P. parceramosa* были найдены окремненные и фюзенизированные остатки стволовой древесины. На основании сходства анатомического строения их с древесиной веточки авторы нашли возможным отнести окремненную древесину и фюзен (тип I) к *P. parceramosa*. Имеющиеся различия между строением веточки и ствола — главным образом в рядности пор на стенках трахеид — они относят за счет возрастных изменений, ссылаясь на работу F. H. Schweingruber (1978).

В свою очередь K. L. Alvin и соавторы (1981) сравнивают древесину *P. parceramosa* с древесиной *Protopodocarpoxylon aveiroense* Lauverjat et Pons. Эта древесина описана из сенона Португалии J. Lauverjat и D. Pons (1978). На основании совместного нахождения они относят эту древесину к *Frenelopsis oligostomata* Romaiz. Однако, как видно на микрофотографиях, эти виды различаются между собой по типу пор на стенках трахеид: у *Protopodocarpoxylon aveiroense* поры четырехугольные, с уголковыми или перекрещивающимися отверстиями, что указывает на бо́льшую примитивность древесины *P. aveiroense* (Lauverjat, Pons, 1978, табл. II, 2, 3) по сравнению с древесиной *Pseudofrenelopsis parceramosa* и *Frenelopsis kaneviensis*, у которых отверстия пор овальные и никогда не перекрещиваются.

Очень близка к *Frenelopsis kaneviensis* древесина *Suturovagina intermedia* Chow et Tsao из мела Восточного Китая (Zhou, 1983). По совместному нахождению с облиственными побегами, по которым установлен этот вид, она отнесена описавшим ее автором к сем. *Cheirolepidiaceae*. *Frenelopsis kaneviensis* и *Suturovagina intermedia* сходны по типу поровости трахеид (однорядные, свободные и сближенные) и по числу, форме и расположению пор на полях перекреста. Принадлежность древесины *Suturovagina intermedia* к сем. *Cheirolepidiaceae* не вызывает сомнений, поскольку в древесине ее сочетается смешанный

тип поровости трахеид с араукариоидным (кордаитоидным) типом поровости полей перекреста.

Недавно J. E. Francis (1983) описала древесину *Protocupressinoxylon purbeckensis* из юры Англии. По ассоциации с листьями *Cupressinocladus valdensis* (Seward) Seward и мужскими шишками с пыльцой *Classopollis* она относит эту древесину к сем. *Cheirolepidiaceae* и считает, что строение *P. purbeckensis* соответствует общему типу древесины хейролепидиевых. От *Frenelopsis kaneviensis* и *Pseudofrenelopsis parceramosa* этот вид отличается прежде всего типом пор на полях перекреста. Как отмечает Francis, поры на полях перекреста у *P. purbeckensis* типично купрессоидные, в то время как у первых двух видов они араукариоидные (кордаитоидные) и более многочисленные. Кроме того, поры трахеид при двурядном расположении у *P. purbeckensis* только супротивные, а у стволовой древесины *Pseudofrenelopsis parceramosa* они супротивные и очередные. На основании этого мы рассматриваем древесину *Protocupressinoxylon purbeckensis* как более продвинутую и действительно принадлежащую формальному роду *Protocupressinoxylon* Eckhold. Она, по нашему мнению, стоит ближе к древесине, описанной Alvin с соавторами (1981) как *Cupressinoxylon* (фюзен, тип III), и поэтому принадлежность ее к *Cheirolepidiaceae* сомнительна.

Обсуждение. *Frenelopsis kaneviensis* относится к сем. *Cheirolepidiaceae*. Существуют различные мнения о типе древесины этого семейства. Так, T. Harris (1979) в общей характеристике этого семейства на основании собственных наблюдений (Harris, 1957) и материалов D. Vogellehner (1965) относит ее к типу *Protocupressinoxylon*, в то время как Alvin и соавторы (Alvin e. a., 1981) относят древесину *Pseudofrenelopsis parceramosa* к типу *Protopodocarpoxylon*. Следует заметить, что различия между этими формальными родами нечеткие, поэтому нет принципиальной разницы, к какому из них относить древесину. Оба формальных рода входят в группу *Protopinaceae*, установленную R. Kräusel (1949), для которой одним из основных признаков является смешанный тип поровости трахеид.

Исследования, проведенные и нами, и другими авторами, подтверждают, что древесины, находящиеся в ассоциации с остатками *Pseudofrenelopsis* и *Frenelopsis*, имеют смешанный тип поровости трахеид. На этом основании сближение древесин *Cheirolepidiaceae* с группой *Protopinaceae* вполне логично. Тем не менее с этим выводом можно согласиться только в отношении типа поровости трахеид. К сожалению, авторы не принимают во внимание такого важного диагностического признака, как тип поровости полей перекреста.

Как видно из описаний и изображений, приведенных в указанных работах (Alvin e. a., 1981, табл. 106, фиг. 4, 5), а также наших исследований, у всех древесин сем. *Cheirolepidiaceae* поры на полях перекреста многочисленные, сближенные или сомкнутые, в очередном расположении. Такие поры ничем не отличаются от пор и их расположения в древесине представителей сем. *Araucariaceae* как современных, так и ископаемых, и более того они характерны для всех палеозойских древесин. Мы рассматриваем этот признак как древний, примитивный и даже считаем нужным выделить его в самостоятельный тип. В качестве предварительного названия мы предлагаем термин араукариоидный (кордаитоидный) тип поровости. Сами поры относятся по традиции к купрессоидным, что нам кажется не совсем правильным, на что мы обращали внимание еще при описании рода *Araucarioxylon* («Основы палеонтологии», 1963: 249, сноска), но решение этого вопроса требует специальных исследований, которые в настоящее время проводятся одним из авторов (Шилкина). Пока мы ограничимся схемой (рис. 2), на которой изображен разный тип поровости на полях перекреста: купрессоидный, подокарпоидный, араукариоидный (или кордаитоидный). Именно последний характерен для древесин *Pseudofrenelopsis* и *Frenelopsis* (рис. 3).

Таким образом, для древесины *Frenelopsis* и *Pseudofrenelopsis* характерны смешанный тип поровости трахеид и араукариоидный (кордаитоидный) тип поровости полей перекреста. По нашему мнению, такая древесина представляет собой особый тип среди древесин мезозоя и, как мы полагаем, этот тип свойствен только хейролепидиевым. Включение его в тип *Protopodocarpoxylon* нельзя считать обоснованным, так как поры на полях перекреста у *Podocar-*

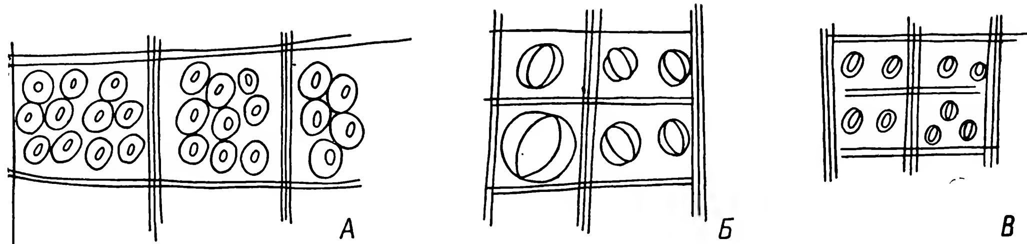


Рис. 2. Тип поровости на полях перекреста.
А — араукариоидный, *Б* — подокарпоидный, *В* — купрессоидный.

poxylon, согласно диагнозу W. Eckhold (1922) и Kräusel (1949), подокарпоидные или, как пишет Kräusel, «такие, как у *Podocarpoxylon*».

Все сказанное дает нам основание предложить свою точку зрения. Мы считаем, что сочетание смешанного типа поровости трахеид и араукариоидной (кордаитоидной) поровости полей перекреста представляет собой особый тип древесины, который, как мы полагаем, свойствен только хейролепидиевым. Бóльшая часть признаков связывает этот тип с араукариевыми — это характер поровости трахеид, полное отсутствие паренхимы, протоксилема с постепенным переходом от кольчатых к точечным трахеидам (*Frenelopsis kaneviensis*), гладкие стенки лучевых клеток. Все эти признаки принято рассматривать как примитивные. Заметим, что древесина, подобная древесине веточек *Pseudofrenelopsis parceramosa* и *Frenelopsis kaneviensis*, может быть отнесена и к *Araucarioxylon*, так как, согласно Е. С. Чавчавадзе (1979), в молодой древесине *Araucaria* поровость трахеид однорядная, сомкнутая и свободная и только с возрастом становится многорядной в араукариоидном расположении.

С группой *Protopinaceae* хейролепидиевый тип древесины связывает только смешанный тип поровости трахеид. Вообще же вопрос о правомочности выделения *Protopinaceae* дискуссионный и требует дальнейших исследований.

Таким образом, мы рассматриваем древесину сем. *Cheirolepidiaceae* как особую группу, связанную в своем происхождении с *Araucariaceae*. Эта боковая ветвь возникла в позднем триасе и просуществовала до палеоцена.

Несколько слов следует сказать о септированных трахеидах. Alvin и соавторы (Alvin e. a., 1981) отмечают, что септированные трахеиды довольно обычны в поздней древесине сем. *Cheirolepidiaceae*. Есть септированная трахеида и у описанного нами *Frenelopsis kaneviensis*. Правда, Alvin и соавторы считают, что это несущественный признак. Следует обратить внимание на то, что не все поперечные перегородки в трахеидах можно рассматривать как септы. Так, септа в древесине *Pseudofrenelopsis* parceramosa, показанная на табл. 106, фиг. 6 (Alvin e. a., 1981), несет окаймленные поры. Такие септы, а точнее поперечные перегородки с порами возникают в трахеидах при поражении древесины, тогда как нормальные септы пор не несут. По-видимому, эта древесина была при жизни повреждена и как реакция на защиту в трахеиде появились пористые поперечные перегородки.

Кроме того, часто за септы принимают тилы в трахеидах. Наличие тил в трахеидах у мезозойских хвойных доказано работами Y. Ogura (1960), Sh. Watari (1960), И. А. Шилкиной (1967). Особенно часто они встречаются у *Xenoxy-*

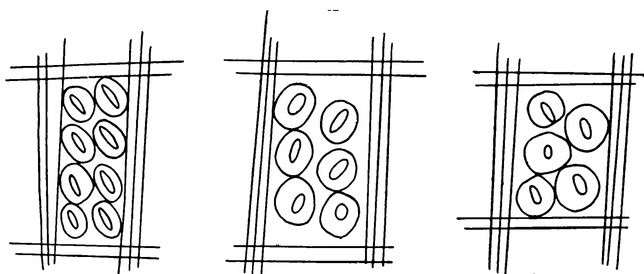


Рис. 3. Поровость на полях перекреста *Frenelopsis kaneviensis*.

lon и *Protocedroxylon*. Такую ошибку, по нашему мнению, допустил Y. Lemoigne (1968), который на основании септированных трахеид выделил новый род *Embergerixylon*. Судя по изображениям, приведенным в его работе, это не септы, а типичные тилы.

М а т е р и а л. Более 200 окремненных побегов и большое количество мелких фрагментов их.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Украинская ССР, окрестности г. Канева, овраги Марьин, Холодный, Малый Пекарский, верхний альб.

Cryptomeria pimenovae Doludenko et Shilkina sp. nov.

(рис. 4, табл. III, IV)

1939. *Sequoia reichenbachii*. Пименова. Ценоманская флора окрестностей г. Канева, с. 236, табл. 4, фиг. 1—9.
1939. *Sequoia concinna*. Там же, с. 235, табл. 3, фиг. 7—12.
1939. *Sequoia fastigiata*. Там же, с. 235, табл. 3, фиг. 1—6.

Листья расположены на побеге спирально, серповидные, длиной до 17, шириной в средней части 2—3 мм, кверху суженные, к основанию сильно расширенные (табл. III, *1—6*). Основания полностью покрывают стебель. Листья в разрезе ромбические, килевидные с адаксиальной и абаксиальной сторон (табл. III, *5*, *6*, *10*). В центре каждого листочка (хвои) имеется сосудистый пучок, абаксиально к сосудистому пучку расположен один смоляной канал.

Эпидермальные клетки удлиненные, прямоугольные, образуют четкие ряды, под ними расположен слой гиподермальных волокон (табл. III, *7*, *8*). Устьица собраны в компактные устьичные полосы (табл. III, *8*), по одной полосе на каждой грани листа, т. е. по две полосы на адаксиальной и абаксиальной сторонах хвои. Устьичные полосы часто не достигают верхушки хвои, а доходят лишь до середины ее. В проксимальной части устьичная полоса относительно широкая, занимает примерно треть ширины грани, кверху она становится уже. В проксимальной части на ширину полосы приходится 4—5 устьиц, в дистальной — 1—2 устьица. Расположены устьица компактно, побочные клетки соседних устьиц часто соприкасаются, однако у края полосы они могут быть окружены обычными эпидермальными клетками. Ориентированы устьица в основном поперек и косо (табл. III, *8*, *9*). На фотографиях, сделанных с помощью сканирующего микроскопа, видна внутренняя поверхность эпидермы, поэтому хорошо различимы гиподермальные волокна и замыкающие клетки устьиц.

О п и с а н и е д р е в е с и н ы. Слои прироста заметные. Поздняя древесина представлена 5—7 слоями мелких, сплюснутых в тангентальном направлении трахеид. Ранняя древесина составляет основную часть годичного слоя. Переход от ранней древесины к поздней резкий. Трахеиды ранней древесины в поперечном сечении прямоугольные, округло-прямоугольные, тонкостенные. Поры расположены на радиальных и тангентальных стенках трахеид. Радиальная поровость однорядная, поры лежат свободно или сближены, но не сомкнуты (табл. IV, *4*, *6—9*). Очертания пор округлые, отверстия круглые, включенные. Поры имеют торус, что хорошо видно на снимках, сделанных на СЭМ (табл. IV, *8*).

На тангентальных стенках трахеид поры редкие, мелкие, таксодиоидные, округлой формы, лежат в одном вертикальном ряду. Отмечены они только у обр. 4729/1-20 (голотип). Крассулы отсутствуют. Паренхима имеется, но скудная. Поперечные стенки клеток паренхимы гладкие. Поры на стенках паренхимы не обнаружены. Лучи умеренно-многочисленные, однорядные, состоят только из паренхимных клеток. На тангентальных срезах очертания клеток лучей округло-прямоугольные. Все стенки клеток лучей тонкие и гладкие, конечная стенка — слегка наклонная. Поры на полях перекреста таксодиоидные (глиптостробоидные), немногочисленные, относительно крупные, округлые, по 1—2 поры на поле перекреста, причем 2 поры в краевых клетках располагаются вертикально (табл. IV, *5*, *10*, *11*). Высота лучей от 1 до 12 слоев клеток, причем в молодой древесине (в первом годичном слое) высота не превышает 4 слоев (табл. IV, *2*), а в более зрелой — обычно от 1 до 9 слоев, но



Рис. 4. *Cryptomeria pimenovae.*

Тангентальный срез побега: видны поперечные и продольные срезы листьев, проводящий пучок и смоляной ход под ним, обр. 4729/1-20, голотип, ×5. Украинская ССР, окрестности г. Канева, Холодный овраг, верхний альб.

отдельные лучи достигают 12 слоев клеток. Изучены минерализованные облиственные побеги, максимальный возраст которых 5 лет. В целом сохранность древесины хорошая, но трудно было получить удовлетворительные срезы с одного образца во всех направлениях, так как веточки очень малого диаметра (пятилетний побег имеет диаметр около 5 мм). В связи с этим и все структурные элементы очень мелкие.

Сравнение. Характерными особенностями древесины являются таксодиоидные (глиптостробоидные) поры на полях перекреста и наличие паренхимы. Эти признаки дают основание относить древесину к сем. *Taxodiaceae*.

Из современных представителей сем. *Taxodiaceae* исследованная нами древесина имеет наибольшее сходство с древесиной рода *Cryptomeria* D. Don (единственный вид которого *C. japonica* D. Don распространен в горах Юго-Восточного Китая, Южной и Средней Японии). Правда, у ископаемой древесины поровость трахеид однорядная; в литературе имеются указания на то, что поры на стенках трахеид у *Cryptomeria* однорядные и двух- и трехрядные (Greguss, 1955; Чавчавадзе, 1979). Мы исследовали современную древесину *Cryptomeria*, и наши данные совпали с выводами Р. Худайбердыева (1961) о том, что в древесине *C. japonica* преобладают на стенках трахеид однорядные, свободно расположенные поры, а двухрядные поры встречаются редко и приурочены к концам трахеид. Все это дает нам основание считать, что исследованная древесина принадлежит к роду *Cryptomeria* (и описываем ее как новый вид *Cryptomeria pimenovae*).

Древесины, сближаемые с родом *Cryptomeria*, известны из меловых и третичных отложений (Stopes, Fujii, 1911; Stopes, 1915; Худайбердыев, 1961). *Cryptomeria pimenovae* ближе всего к *Taxodioxylon cryptomerioides* Chudajb. из миоценовых отложений оз. Смолино (Худайбердыев, 1961).

Детальный анализ ископаемых древесин, сближаемых с этим родом, дан в статье Худайбердыева (1961) при описании им древесины *Taxodioxylon cryptomerioides*. Древесина, исследованная нами, сходна с *T. cryptomerioides* по типу поровости радиальных стенок трахеид, но в то же время имеет существенные различия по числу пор на полях перекреста — у *T. cryptomerioides* их от 1 до 5 — и по относительным размерам их. Имеются и более мелкие различия, не носящие диагностического характера. Нам представляется, что по типу пор на полях перекреста древесина *Cryptomeria pimenovae* ближе к современной *Cryptomeria*, чем *T. cryptomerioides*.

По внешней морфологии описанные побеги наиболее сходны с современной *Araucaria excelsa* (Lamb.) R. Br. (хотя четко отличаются от последней по строению эпидермы листьев) и *Cryptomeria japonica*, а также с ископаемыми *Elatides bommeri* Harris из вельда Бельгии (Harris, 1953) и *Geinitzia cretacea* Endl. из мела ГДР и Чехословакии (Geinitz, 1842; Corda in Reuss, 1846; Endlicher, 1847; Velenovský, 1885; Seward, 1919; Němejc, 1961; Němejc, Kvaček, 1975).

Пименова (1939) описала подобные побеги из окрестностей г. Канева под названием *Sequoia reichenbachii* (Geinitz) Heer, а более мелколистные формы — как *S. fastigiata* (Sternberg) Heer и *S. concinna* Heer. Отнесение этих побегов к роду *Sequoia* кажется нам ошибочным как по морфологии, так и по строению эпидермы. Напомним, что листья *Sequoia* полиморфные, одни из них линейно-

ланцетные, черешковидные, другие серповидные, выпуклые снизу, слегка вогнутые сверху, с сильно низбегающим по стеблю основанием, причем низбегающая абаксиальная поверхность листа очень велика. Серповидные же, ромбические в разрезе листья из альба Украины расширяются книзу, образуя ромбическую листовую подушку, грани которой равны, т. е. листья поднимаются из середины возвышающейся листовой подушки (рис. 4; табл. III, *5*, *6*, *10*). По строению эпидермы украинские листья также четко отличаются от листьев *Sequoia* поперечной и косой ориентировкой устьиц в устьичной полосе, в то время как у *Sequoia* устьица ориентированы вдоль края листа и косо.

Можно ли отнести эти побеги к роду *Geinitzia*? Напомним, что в основу рода *Geinitzia* были положены стерильные побеги *Sedites*? *rabenhorstii* (Geinitz, 1842: 97, табл. 24, фиг. 5) и *Araucarites reichenbachii* (там же: 98, табл. 24, фиг. 4) из мела Саксонии и *Cryptomeria primaeva* (Corda in Reuss, 1846: 89, табл. 48, фиг. 1—11) из мела Чехословакии. Все они были объединены под названием *Geinitzia cretacea* Endl. (Endlicher, 1847: 281). Заметим, сразу, что название это является излишним (nom. illeg.), так как в качестве видового эпитета следовало бы выбрать один из уже существовавших: *rabenhorstii* или *reichenbachii*. A. Seward (1919: 358, рис. 769) типовым видом рода *Geinitzia* считал *G. reichenbachii*, однако этот же образец (Geinitz, 1842, табл. 24, фиг. 5) О. Heer уже положил в основу вида *Sequoia reichenbachii* (Heer, 1868: 83, табл. 43, фиг. 1d, 2b, 5a) и это название довольно широко распространилось в палеоботанической литературе. Получилась невероятная путаница.

Выход из создавшегося положения только один — необходимо изучить типовой материал из коллекции H. Geinitz, а также A. Corda. Пока же к роду *Geinitzia* лучше относить стерильные побеги типа *Araucaria* (*Eutacta*) неизвестного систематического положения, как справедливо предлагают F. Němejc и Z. Kvaček (1975: 29). Поскольку у исследуемых нами побегов, сходных с *Geinitzia*, известно и строение эпидермы, и строение древесины, они свидетельствуют о несомненной принадлежности их к сем. *Taxodiaceae*, относить их к роду *Geinitzia* не имеет смысла.

О роде *Geinitzia* добавим следующее. Чешские палеоботаники по внешней морфологии различают два типа побегов *Geinitzia*: одни они называют *Geinitzia cretacea* Endl. (побеги с длинными листьями типа *Araucarites reichenbachii* Geinitz), другие — как *Geinitzia cretacea* Ung. (non Endl.) с более короткими листьями, в основу которого положен образец из работы F. Unger (1852: 21, табл. 11, фиг. 6) из мела Австрии. У листьев *Geinitzia cretacea* Ung. (non Endl.) из сенона Чехословакии описано строение эпидермы. В общих чертах оно сходно со строением эпидермы *C. pimenovae* и *E. bommeri*, однако устьица в полосе этого представителя рода *Geinitzia* из Чехословакии расположены более редко, некомпактно, а ориентированы они в основном косо, кроме того, на абаксиальной стороне устьица ориентированы вдоль края листа (Němejc, Kvaček, 1975: 27—31, рис. 5—7, табл. 16, фиг. 1—3, табл. 17, фиг. 1—6).

С другой стороны, Harris (1979) описал строение эпидермы двух видов *Geinitzia* из средней юры Англии: *G. rigida* (Phillips) Harris и *G. divaricata* (Bunbury) Harris, которое имеет мало общего и с *G. cretacea* из Чехословакии, и с *E. bommeri* из Бельгии, и с украинскими побегами, и вообще мало общего со строением эпидермы листьев сем. *Taxodiaceae*. Устьица английской *Geinitzia rigida*, например, расположены не двумя полосами на каждой стороне листа, как у чешского вида, а рядами, не всегда строго выдержанными, ориентированы они в основном продольно, а не поперечно и косо. Harris считал *Geinitzia* формальным родом и понимал его, на наш взгляд, слишком широко.

Наиболее сходны побеги *C. pimenovae* с *E. bommeri* как по строению эпидермы, так и по внешней морфологии, отличия тут, пожалуй, скорее видовые (в размере побегов и листьев, их форме и т. п.). Однако отнести украинские побеги к роду *Elatides* мы не можем не только потому, что не имеем шишек (а род *Elatides*, как известно, установлен по шишкам), но главным образом потому, что считаем отнесение и бельгийских побегов с женскими шишками к роду *Elatides* ошибочным. Рисунки шишек *E. ovalis*, *E. brandtiana* и *E. parvula* из юры Иркутского бассейна, т. е. типового материала (Heer, 1876: 77, табл. 14, фиг. 2—5), не совсем точны, но и на них видно, что они существенно

отличаются от шишек *E. bommeri* (Harris, 1953, табл. 4, фиг. 3—6, табл. 5), как впрочем и от английских образцов, отнесенных к этому роду, что отмечал и сам Harris во время просмотра типового материала по роду *Elatides*, который хранится в Геологическом институте АН СССР. Следует отметить, что образцы *Elatides* плохой сохранности, кутикула на шишках не сохранилась, число семян (если это женские шишки) установить невозможно. Форма чешуй овально-треугольная, они очень тонкие, что видно на поперечных срезах и сколах, о чем писал еще В. Д. Принада (1962), чешуи лишены какой-либо скульптуры и четко отличаются от плотных одревесневших хорошо скульптированных чешуй женских шишек *E. bommeri* (Harris, 1953, табл. 4, фиг. 3—6, табл. 5).

Многие авторы, изучавшие шишки *Elatides*, отмечали их сходство с шишками сем. *Pinaceae* (Heer, 1876; Seward, 1919; Принада, 1962; Самылина, 1963). Сам автор рода Heer отмечал сходство шишек *Elatides* с шишками *Abies*, *Tsuga*, *Walchia*, *Palissya*.

Не вдаваясь в подробное обсуждение этого вопроса, отметим только, что родовое название *Elatides*, по нашему мнению, не подходит ни для образцов Harris из вельда Бельгии, ни для украинских образцов. Возможно, что в меловых отложениях Европы был широко распространен род с побегами типа *Araucaria excelsa* и со своеобразным строением эпидермы листьев. Устьица этого рода собраны в устьичных полосах компактно и ориентированы поперек и косо. Устьичные полосы расположены на абаксиальной (2) и на адаксиальной (2) сторонах листа (или только на одной стороне листа). Побеги с прикрепленными к ним женскими шишками *E. bommeri*, возможно, являются великолепно изученным представителем этого рода. Возможно, что к нему относятся и украинские побеги. Однако только после изучения нами типового материала по роду *Elatides* появится уверенность отделить этот, по-видимому, новый род от *Elatides*.

Таким образом, по сходству внешней морфологии, строения древесины и эпидермального строения листьев наиболее правильным в данной ситуации нам кажется отнести украинские побеги к роду *Cryptomeria*. Не случайно и Corda подобные побеги тоже отнес к *Cryptomeria primaeva* (Corda in Reuss, 1846: 89, табл. 48, фиг. 1—11). Отличие эпидермального строения листьев *C. pimenovae* и *C. japonica* заключается в преобладании поперечной ориентировки устьиц у первых. Однако и у современной *Cryptomeria* встречаются участки, где также преобладает поперечная ориентировка устьиц, а у *C. anglica* Boulter из плиоцена Англии устьица ориентированы в основном поперек и косо (Boulter, 1970, рис. 1, 2, табл. 1, фиг. 9).

Мы относим украинские побеги к роду *Cryptomeria* с некоторым сомнением, поскольку Harris (1953) на примере *Sphenolepis kurriana* (Dunker) Schenk и *Elatides bommeri* Harris показал, что в вельде роды таксодиевых находились еще в стадии становления и обладали чертами не одного, а нескольких современных родов этого семейства, поэтому нет полной уверенности в том, что род *Cryptomeria* в его современном виде уже существовал в альбе. Впрочем никого не смущает отнесение многочисленных стерильных и фертильных побегов из меловых отложений к ныне живущему роду *Sequoia*. Отсутствие шишек на украинских побегах (а только органическая связь побегов с шишками дает полную уверенность в отнесении хвойного к определенному роду) также затрудняет их определение.

Название дано в честь палеоботаника Н. В. Пименовой.

Голотип — сбр. 4729/1-20, коллекция ГИН АН СССР, Москва.

Материал. Более 100 облиственных минерализованных побегов.

Местонахождение. Украинская ССР, окрестности г. Канева, овраги Холодный и Марьин, верхний альб.

Авторы выражают свою признательность Е. В. Шнюкову, В. П. Франчук и Ю. В. Тесленко, благодаря любезной помощи которых мы имели возможность изучить коллекцию Н. В. Пименовой, хранящуюся под № 1090 в Геологическом музее Института геологических наук АН УССР в г. Киеве; А. В. Иванникову за помощь в организации полевых работ по сбору флоры в окрестностях г. Канева; Е. И. Костиной, принимавшей участие в сборе и обработке ископаемых растений.

Коллекция верхнеальбской флоры Украины хранится под № 4729 в Геологическом институте АН СССР в г. Москве.

ЛИТЕРАТУРА

Долуденко М. П. Род *Frenelopsis* (*Coniferales*) и его находки в мелу СССР. — Палеонтол. журн., 1978, № 3, с. 107—121. — *Иванников А. В.*, *Пермяков В. В.* Стратиграфия и геологическое картирование мезозойских отложений Донбасса и Украинского щита. Киев: Наук. думка, 1967. 86 с. — *Каптаренко-Черноусова О. К.* Меловые отложения Днепровско-Донецкой впадины и окраин Донбасса. — В кн.: Геологическое строение и газоносность Днепровско-Донецкой впадины и северо-западных окраин Донецкого бассейна. Киев: Наук. думка, 1954, с. 262—293.— *Лаврушин Ю. А.*, *Чугунный Ю. Г.* Каневские гляциодислокации. М.: Наука, 1982. 101 с. — *Основы* палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Госгеолтехиздат, 1963. 743 с. — *Палиенко З. Т.*, *Мороз С. А.*, *Куделя Ю. А.* Рельеф и геологическое строение Каневского Приднепровья. Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1971. 95 с. — *Пименова Н. В.* Ценоманская флора окрестностей г. Канева. — Геологiчний журн., 1939, т. 6, вип. 1—2, с. 229—243. — *Принада В. Д.* Мезозойская флора Восточной Сибири и Забайкалья. М.: Госгеолтехиздат, 1962. 368 с. — *Радкевич Г. А.* О фауне меловых отложений Каневского и Черкасского уездов Киевской губернии (предварительный отчет). — Зап. Киев. об-ва естествоиспыт., 1895, т. 16, вып. 1, с. 95—105. — *Самылина В. А.* Мезозойская флора нижнего течения р. Алдана. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 8. Палеоботаника, 1963, вып. 4, с. 59—139. — *Худайбердыев Р.* Ископаемые древесины *Taxodioxylon cryptomerioides* Chudajb. sp. n. из третичных отложений Челябинска. — Тр. ТашГУ, 1961, вып. 187, биол. науки, кн. 38, с. 111—117. — *Чавчавадзе Е. С.* Древесина хвойных. Л.: Наука, 1979. 192 с. — *Шилкина И. А.* Ископаемые древесины Земли Франца-Иосифа. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 8. Палеоботаника, 1967, вып. 6, с. 31—51. — *Alvin K. L.*, *Fraser C. J.*, *Spicer R. A.* Anatomy and palaeoecology of *Pseudofrenelopsis* and associated conifers in the English Wealden. — Palaeontology, 1981, vol. 24, pt. 4, p. 759—778. — *Boulter M. Cryptomeria* — a significant component of the European Tertiary. — Paläontol. Abhaudl., 1970, Bd 3, N 3—4, S. 279—288. — *Doludenko M. P.*, *Reymanówna M. Frenelopsis harrisii* sp. nov. from the Cretaceous of Tadjikistan, USSR. — Acta Palaeobot., 1978, t. 19, N 1, p. 3—11. — *Eckhold W.* Die Hoftüpfel bei rezenten und fossilen Coniferen. — Preus. geol. Landesanst. Jahrb., 1922, Bd 42, S. 472—505. — *Endlicher S.* Synopsis Coniferarum. Scheitlin und Zollikofer. Sangalli, 1847. 368 p. — *Francis J. E.* The dominant conifer of the Jurassic Purbeck Formation, England. — Palaeontology, 1983, vol. 26, pt. 2, p. 277—294. — *Geinitz H. B.* Charakteristik der Schichten und Petrefacten des sächsischböhmischen Kreidegebirges. Dresden und Leipzig: Arnoldischen Buchhandlung, 1842. 116 S. — *Greguss P.* Xylotomische Bestimmung der Heute Lebenden Gymnospermen. Budapest, 1955. 307 S. — *Harris T. M.* Conifers of the *Taxodiaceae* from the Wealden Formation of Belgium. — Mém. Inst. r. Sci. Nat. Belg., Bruxelles, 1953, N 126, p. 1—43. — *Harris T. M.* A Liasso-Rhaetic flora in South Wales. — Proc. Roy. Soc., 1957, Ser. B, vol. 147, p. 289—308. — *Harris T. M.* The Yorkshire Jurassic flora. V. *Coniferales.* London Brit. Mus. (Nat. History), 1979. 166 p. — *Heer O.* Die in Nordgrönland, aus der Melville Insel, im Banksland, an Mackenzie, im Island und in Spitzbergen entdeckten fossilen Pflanzen. — In: Flora fossilis Arctica, vol. 1. 1868, Bd 1, Hf 1, S. 1—192. — *Heer O.* Beiträge zur Jura-Flora Ostsibiriens und des Amurlandes. — In: Flora fossilis Arctica, 1876, Bd 4, Hf 2, S. 1—122. — *Kräusel R.* Die fossilen Koniferenhölzer. I. — Palaeontographica, 1949, Abt. B, Bd 62, S. 185—284. — *Lauverjat J.*, *Pons D.* Le gesiment sénonien d'Esgueira (Portugal): stratigraphie et flora fossile. — Comp. Rend. 103 Congr. Nat. Soc. Sav. (Nancy—Metz), 1978, sci., fasc. 11, p. 119—137. — *Lemoigne Y.* Un nouveau genre de structure ligneuse de type gymnospermien: *Embergerixylon* nov. g. — Ann. Soc. Géol. Nord., 1968, t. 88, N 4, p. 155—157. — *Němejc F.* Fossil plants from Klikov in S. Bohemia (Senonian). — Rozpr. Cs. Akad. Ved. R. mat. prir. Ved., 1961, t. 71, N 1, p. 1—47. — *Němejc F.*, *Kvaček Z.* Senonian plant macrofossils from the region Zliv and Hluboká (near Ceske Budejovice) in South Bohemia. Praha: Universita Karlova, 1975. 182 p. — *Ogura Y.* Tyloses in tracheids in *Araucarioxylon.* — J. Fasc. Sci. Univ. Tokyo, Sect. III, 1960, vol. 7, N 10, p. 501—509. — *Reuss A.* Die Versteinerungen der böhmischen Kreideformation. Stuttgart, 1846. 140 S. — *Schweingruber F. H.* Microscopic wood anatomy. — Birmensdorf: Swiss. Fed. Inst. Forestry Res., 1978. 226 p. — *Seward A. C.* Fossil plants. Vol. 4. Cambridge: Univ. Press, 1919. 543 p. — *Stopes M. C.* Catalogue of the Mesozoic in the British Museum (Natural History). The Cretaceous Flora. Part II. Lower Greensand (Aptian) plants of Britain. London, 1915. 360 p. — *Stopes M. C.*, *Fujii K.* Studies on the structure and affinities of *Cretaceous* plants. — Philos. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, 1911, vol. 21, p. 1—90. — *Unger F.* Iconographia plantarum fossilium (Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzen). — Denkschr. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss., 1852, kl. 4, S. 73—118. — *Velenovský J.* Die gymnospermen der Böhmischen Kreideformation. Prag, 1885. 34 S. — *Vogellehner D.* Untersuchungen zur anatomie und systematik der verkieselten Hölzer aus dem fränkischen und Südthüringischen Keuper. — Erlanger Geol., 1965, Abh. 59, S. 1—76. — *Watari Sh.* On some structure and affinity of *Xenoxylon latiporosum.* — J. Fasc. Sci. Univ. Tokyo, Sect. III, 1960, vol. 7, N 11, p. 511—521. — *Zhou Z.* (*Chow T.*). A heterophyllous cheirolepidiaceous conifer from the cretaceous of East China. — Palaeontology, 1983, vol. 26, part 4, p. 789—811.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 I 1985.

SUMMARY

Cretaceous flora of the Ukraine has been known since the end of the last century. The list of fossil plants, defined by I. F. Schmalgausen, was published by G. A. Radkevich in 1895. But for the first time it was described by N. V. Pimenova (1939); the list numbered 8 species, seven of which belonging to conifers. In the list, our attention was drawn to *Frenelopsis hoheneggeri* Schenk, as to the first finding of *Frenelopsis* in the USSR. The second species of this genus *F. harrisii* Doludenko et Reymanowna was described from the Cenomanian of Tadjikistan (Doludenko, 1978; Doludenko, Reymanowna, 1978).

УДК 581.14+581.4 : 582.571

А. С. Климишин

СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *LUZULA SYLVATICA* (*JUNCACEAE*) В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

A. S. KLIMISHIN. THE STRUCTURE OF COENOPOPULATIONS OF *LUZULA SYLVATICA* (*JUNCACEAE*) IN PLANT COMMUNITIES OF THE UKRAINIAN CARPATHIANS

Приводятся результаты исследования численности, возрастного состава и надземной фитомассы ценопопуляций *Luzula sylvatica* в 10 лесных, кустарниковых, кустарничковых и луговых сообществах Украинских Карпат в пределах высот 980—1750 м над ур. м. Выделены базовые возрастные спектры ценопопуляций и определен энергетический эквивалент их фитомассы. Рассмотрено антропогенное воздействие на ценопопуляции.

Усиливающееся антропогенное воздействие на растительные сообщества приводит к их сменам, которые часто оказываются непредсказуемыми и неподдающимися управлению. Только создание общей теории, основанной на изучении механизмов саморегуляции популяций, их структурно-функциональной организации, взаимоотношений в масштабе биогеоценоза, степени устойчивости к антропогенным нагрузкам позволит прогнозировать антропогенные смены и управлять их ходом. Создание общей теории фитоценоза невозможно без исследования составляющих его ценопопуляций. Наиболее перспективными в этом отношении являются популяционно-онтогенетические исследования, которыми в первую очередь важно охватить доминирующие виды растений различных биоморф. Особый интерес представляет использование популяционно-онтогенетического метода при исследовании в горных местностях, где на относительно небольшой территории наблюдается резкое изменение экологических условий, что приводит в действие те механизмы саморегуляции ценопопуляций, которые в однородных условиях не проявляются.

Развитию и внедрению в практику исследований популяционно-онтогенетического метода в значительной мере способствовали работы Т. А. Работнова (1950а, б, в; 1964, 1969, 1975). К настоящему времени проведено много исследований большого жизненного цикла растений, численности, возрастного состава и жизненного состояния фитоценопопуляций, однако основная их часть выполнена на равнинах. В Карпатах ценопопуляционные исследования проводили фрагментарно, по неполной программе. Основное внимание уделяли вопросу генеративного самоподдержания популяций и их эколого-цитологическим особенностям. Лишь в последние годы развернулись систематические исследования фитоценопопуляций Карпат (Климишин, Рудышин, 1978, Климишин, 1979, 1983; Климишин, Слободян, 1983; Жиляев, 1979, 1981, 1984; Малиновский и др., 1982, 1984; Царик, Климишин, 1984).

Основные задачи нашего исследования состояли в изучении онтогенеза *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin — корневищного многолетника, одного из наиболее характерных доминантов травяно-кустарничкового яруса буковых и еловых лесов Карпат, определении численности, возрастного состава и продуктивности ценопопуляций в различных растительных поясах, а также их реакций на изменение эколого-фитоценотических условий под воздействием антропогенного фактора. Материалы о полном онтогенезе данного вида и реакциях цено-

популяций на антропогенное воздействие подробно изложены в предыдущих публикациях (Климишин, 1981, 1982), поэтому в настоящей работе освещены лишь частично. Как известно, численность ценопопуляции дает представление об экологических и фитоценотических условиях, положении вида в том или ином фитоценозе. При этом особенно важно определение численности отдельных возрастных групп. Возрастной состав отражает определенный этап развития ценопопуляции, а также биологические свойства вида и различные эколого-фитоценотические условия. Данные о фитомассе и ее энергетическом эквиваленте позволяют более объективно судить о роли отдельных возрастных групп в ценопопуляции и ее жизненном состоянии.

Материал и методика

Опытные участки располагались в 10 фитоценозах четырех растительных поясов на склонах разной экспозиции: участок № 1 — бучина ожиково-черничная (Fagetum luzuloso—myrtillosum), южный склон горы Говерла, 1200 м над ур. м.; № 2 — ельник ожиковый (Piceetum luzulosum), северо-восточный склон горы Козьмеской, 980 м; № 3 — ельник ожиковый (Piceetum luzulosum), северо-западный склон горы Пожижевской, 1300 м; № 4 — ельник черничный (Piceetum myrtillosum), северо-западный склон горы Пожижевской, 1330 м; № 5 — ельник ожиково-кочедыжниковый (Piceetum luzuloso-athyriosum), восточный склон горы Данцер, 1330 м; № 6 — душекиевник крестовниково-ожиковый (Duschekietum senecioso-luzulosum), северный склон горы Пожижевской, 1500 м; № 7 — сосняк сфагновый (Mugetum sphagnosum), северо-западный склон горы Пожижевской, 1620 м; № 8 — черничник гилокомиевый (Myrtilletum hylocomiosum), северо-западный склон горы Пожижевской, 1400 м; № 9 — белоусник красноовсяницевый (Nardetum festucosum rubrae), северо-западный склон горы Пожижевской, 1360 м; № 10 — луговичник ожиково-вейниковый (Deschampsietum luzuloso-calamagrostiosum), восточный склон горы Брескул.

В каждом из исследованных сообществ были разбиты ленточные трансекты с площадками 0.5×1 м, длиной от 50 до 200 м в зависимости от численности ценопопуляций. Все растения откапывали и проводили разбор по возрастным состояниям (Климишин, 1981). В работе использовали морфологическую счетную единицу (Смирнова, 1976). Фитомассу определяли в абсолютно сухом состоянии. Определение энергозапаса растений производили путем сжигания образцов на калориметре типа В-08. Эталонным веществом для определения фактической теплоемкости калориметра служила бензойная кислота, теплота сгорания которой равна 24.48 кДж/г.

Результаты и их обсуждение

Ценопопуляция *L. sylvatica* в сообществе Fagetum luzuloso-myrtillosum имеет в своем составе особи всех возрастных состояний (табл. 1). В данном сообществе *L. sylvatica* является кондоминантом травяно-кустарничкового яруса. Численность ценопопуляции составляет 9.1 экз/м². Максимум в возрастном спектре приходится на группу средневозрастных генеративных особей (рис. 1). Преобладание в ценопопуляции генеративных особей вместе с ее полночленностью и значительной численностью подроста указывает на равномерное поступление семян в почву. Согласно классификации Работнова (1950а), дополненной Л. А. Жуковой (1967), А. А. Урановым и О. В. Смирновой (1969), ценопопуляция полночленная зрелая нормальная.

В сообществе Piceetum luzulosum (участок № 2) исследуемый вид доминирует в травяно-кустарничковом ярусе. Самоподдержание ценопопуляции успешно осуществляется семенным и вегетативным путями. Ее численность высокая, достигает 16.3 экз/м². В возрастном спектре один максимум, приходящийся на группу средневозрастных генеративных особей. По сравнению с предыдущей в данной ценопопуляции еще более значительна доля генеративных особей. Данная ценопопуляция — полночленная зрелая нормальная.

Наибольшая численность у ценопопуляции в сообществе Piceetum luzulosum (участок № 3). Абсолютный максимум в возрастном спектре составляют

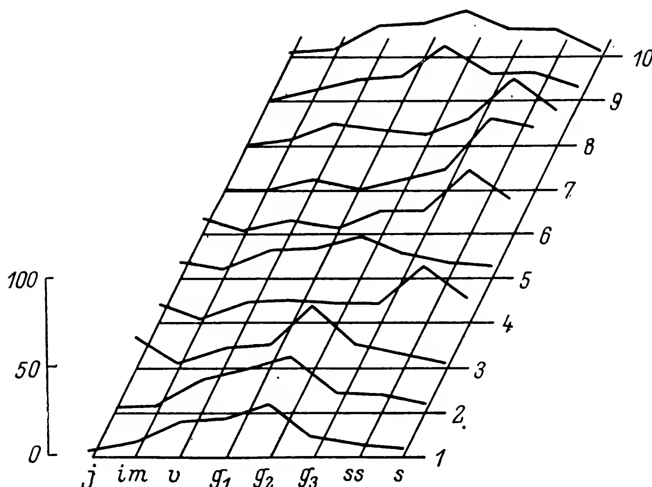


Рис. 1. Возрастной состав ценопопуляций *Luzula sylvatica* в фитоценозах Украинских Карпат.

1—10 — номера участков. Возрастные состояния особей: *j* — ювенильные; *im* — имматурные; *v* — молодые вегетативные; g_1, g_2, g_3 — молодые, средневозрастные и старые генеративные; *ss* — субсенильные; *s* — сенильные. *По оси ординат* — число растений, %.

особи средневозрастной генеративной группы. В данном ценозе располагается много поваленных ветром деревьев. Они создают условия для прорастания семян и развития ювенильных особей *L. sylvatica*, которых нет в сплошном напочвенном покрове. Этим можно объяснить наличие в ценопопуляции значительного числа ювенильных особей. В рассматриваемой ценопопуляции особи создают сплошной напочвенный покров, густо переплетаясь корневищами и корнями в подземной части. В таких условиях сенильные растения не выдерживают сильной конкуренции более молодых возрастных групп, их возрастное состояние длится недолго, а численность минимальна. Это же относится и ко всей фракции состарившихся особей в целом. В данном ценозе ценопопуляция полночленная зрелая нормальная, а численность ее близится к максимально возможной.

Численность ценопопуляции в сообществе Piceetum myrtillosum наименьшая из исследованных в лесных ценозах, что вместе с небольшим обилием дру-

ТАБЛИЦА 1

Численность ценопопуляций *Luzula sylvatica* в фитоценозах Украинских Карпат, экз/м²

№ участка	Возрастные состояния особей								Всего
	j	*im*	*v*	g_1	g_2	g_3	*ss*	*s*	
1	0.32	0.67	1.72	1.88	2.55	1.07	0.54	0.37	9.1
2	0.21	0.52	2.87	3.61	5.13	1.78	1.37	0.81	16.3
3	3.09	0.64	1.82	2.18	6.45	2.46	1.63	0.27	18.5
4	0.62	0.12	0.72	0.78	0.62	0.60	2.06	0.86	6.4
5	0.86	0.48	1.43	1.61	2.34	1.37	0.86	0.68	9.6
6	0.43	0.06	0.40	0.17	0.65	0.66	2.05	1.03	5.4
7	—	—	0.14	—	0.12	0.27	0.88	0.80	2.2
8	—	0.03	0.20	0.17	0.10	0.26	0.69	0.35	1.8
9	—	0.03	0.06	0.07	0.16	0.08	0.08	0.03	0.5
10	0.02	0.09	0.62	0.71	1.02	0.63	0.63	0.12	3.8

гих видов растений в травяно-кустарничковом ярусе способствует накоплению в ценопопуляции субсенильных и сенильных особей, длительность существования которых увеличивается. Абсолютный максимум в возрастном спектре приходится на группу субсенильных особей. Ценопопуляция полночленная старая нормальная.

В сообществе Piceetum luzuloso-athyriosum исследованный вид является кондоминантом травяно-кустарничкового яруса. Абсолютный максимум в возрастном спектре приходится на группу средневозрастных генеративных особей. Наличие значительного числа ювенильных растений и полночленность ценопопуляции свидетельствуют о благоприятных условиях ее самоподдержания. Генеративная фракция в возрастном составе наиболее многочисленна, а состарившиеся особи составляют всего 16 %. Численность ценопопуляции приближается к таковой в сообществе Fagetum luzuloso-myrtillosum, где *L. sylvatica* также произрастает в качестве кондоминанта травяно-кустарничкового яруса. Ценопопуляция в данном сообществе полночленная зрелая нормальная.

В субальпийском поясе исследованы 4 ценопопуляции. Две из них расположены в криволесьях и две — во вторичных кустарничковом и луговом ценозах.

В сообществе Duschekietum senecioso-luzulosum ценопопуляция имеет абсолютный максимум, приходящийся на группу субсенильных особей, и является полночленной старой нормальной. Появление дополнительного максимума у молодых вегетативных особей указывает на активный характер вегетативного размножения. В ценопопуляции наблюдается неравномерное поступление на почву семенных зачатков, что находит отражение в волнообразном строении молодой части возрастного спектра. Генеративные растения составляют более четверти численности ценопопуляции, а преобладают в ней состарившиеся особи. Численность ценопопуляции достигает наибольшей величины среди исследованных ценопопуляций субальпийского и альпийского поясов.

В сообществе Mugetum sphagnosum ценопопуляция неполночленная старая нормальная с абсолютным максимумом, приходящимся на группу субсенильных особей. Неполночленность возрастного спектра, а именно отсутствие особей генеративного происхождения, свидетельствует о неблагоприятных экологических условиях для семенного возобновления. Перерывы в инспермации могут длиться более 10 лет. В отдельные годы полностью развиваются генеративные побеги, однако из-за крайне низких реальной семенной продуктивности и урожая семян (0.4 экз/м²) не происходит достаточного для генеративного возобновления поступления семян в почву. Самоподдержание ценопопуляции в этот период осуществляется исключительно вегетативным путем. У данной ценопопуляции при условии отсутствия инспермации в течение ближайших нескольких лет существует реальная перспектива перехода в регрессивное состояние. Бóльшую часть в возрастном спектре составляют состарившиеся особи. Численность ценопопуляции в данном сообществе низкая, причем основная масса растений произрастает по его периферии.

Размещение особей ценопопуляций исследуемого вида изменяется от регулярного в лесных и кустарниковых фитоценозах, за исключением Mugetum sphagnosum, к контагиозному (в виде четко ограниченных в пространстве клонов) в кустарничковых и луговых сообществах. Такое изменение обусловлено значительным увеличением численности сопутствующих ценопопуляций других видов и уплотнением почвы, что снижает вегетативную подвижность особей *L. sylvatica*. Это приводит к уменьшению численности ценопопуляций данного вида в производных сообществах в 4—35 раз. В то же время при контагиозном размещении наблюдается многократное перекрывание фитогенных полей особей в клонах, что повышает их конкурентоспособность.

В сообществе Myrtilletum hylocomiosum абсолютный максимум в возрастном спектре ценопопуляции приходится на группу субсенильных особей. Ювенильные растения отсутствуют, а имматурные произрастают в небольшом количестве. В возрастном спектре имеется дополнительный максимум, приходящийся на группу молодых вегетативных особей. Все это свидетельствует о неравномерном характере инспермации и низкой приживаемости подроста. Самоподдержание ценопопуляции осуществляется в основном путем вегетативного размножения с частичным образованием «неглубоко» омоложенного потомства. В данном сообществе ценопопуляция неполночленная старая нормальная с преобладанием состарившихся особей. Ее численность близка к минимальной.

В сообществе Nardetum festucosum rubrae у данной ценопопуляции наименьшая численность из всех исследованных сообществ. Под воздействием выпаса на одном из этапов смены черничника белоусником произошла флуктуация воз-

растного состава ценопопуляции, в результате которой абсолютный максимум в возрастном спектре сместился на группу средневозрастных генеративных особей и ценопопуляция перешла из класса старых в класс зрелых нормальных с левосторонним типом возрастного спектра. В данном случае мы имеем дело с ложным омоложением ценопопуляции, так как в этом сообществе она находится на низшем уровне жизненности и обладает минимальной численностью. Как и в предыдущем сообществе, ценопопуляция неполночленная из-за неравномерного характера инспермации, связанного с действием неблагоприятных для вида экологических условий (Жиляев, Климишин, 1979) вследствие вырубки леса. К тому же здесь у *L. sylvatica* по сравнению с лесом на 40 % ниже всхожесть семян.

В альпийском поясе в сообществе Deschampsietum luzuloso-calamagrostiosum вегетативные и генеративные побеги злаков, создавая густой травостой, способствуют образованию удовлетворительного микроклимата для произрастающей под их прикрытием *L. sylvatica*. Ценопопуляция в данном сообществе полночленная и относится к классу зрелых нормальных. В возрастном спектре преобладают генеративные особи, соотношение подроста и старческой группы примерно одинаковое. Ценопопуляция находится в состоянии динамического равновесия с экотопом. Процессы старения и омоложения в ней уравновешены. В отдельные годы из-за отмирания генеративных побегов до фазы плодоношения возрастной спектр может становиться неполночленным. Самоподдержание ценопопуляции происходит в основном за счет вегетативного размножения, сопровождающегося частичным омоложением дочерних особей. У части растений онтогенез проходит по сокращенной программе, минуя субсенильное, а иногда и сенильное состояния. Длительность сенильного состояния, как и в белоуснике, незначительна — 1—2 года. Это связано с тем, что, находясь в экстремальных условиях, старческие растения не способны долго выдерживать конкуренцию со стороны особей соседствующих видов. Снижение жизненности старческих растений приводит к их отмиранию в зимний период, что снижает численность ценопопуляции в начале вегетации.

Как установлено исследованиями ряда авторов (Жукова, Ермакова, 1967; Воронцова, 1968; Заугольнова, 1968, 1971, 1976 и др.), нормальные ценопопуляции вида на протяжении ареала в широком диапазоне эколого-фитоценотических условий способны сохранять основные черты возрастной структуры. Для них возможно выделение базовых спектров, во взрослой части которых (молодые вегетативные — субсенильные особи) остаются постоянными соотношения возрастных групп. У *L. sylvatica* выделены два базовых спектра (рис. 2). Первый из них относится к типу базовых спектров с абсолютным максимумом, приходящимся на группу средневозрастных генеративных особей. Такой тип спектра характерен в основном для лесных ценопопуляций. Второй относится к типу базовых спектров с абсолютным максимумом, который составляет группа субсенильных особей. Как показывает анализ данных ряда исследователей (Денисов, 1970; Воронцова, 1971; Заугольнова, 1974; Смирнова, Торопова, 1974 и др.), основные черты возрастной структуры ценопопуляций, вероятно, связаны с биологическими свойствами вида. У *L. sylvatica* имеющийся набор базовых спектров определяют такие биологические свойства вида, как длительность онтогенеза в целом и отдельных возрастных периодов, наличие или отсутствие в большом жизненном цикле отдельных возрастных состояний или периодов, характер взаимоотношений взрослых особей и подроста, интенсивность отмирания особей, особенности вегетативного и генеративного размножения и их соотношение.

По мнению Л. Б. Заугольновой (1976), эти свойства выработались у видов в процессе естественного отбора в соответствующей биогеоценотической обстановке. В результате онтогенез вида в некотором диапазоне условий осуществляется по определенной программе. Наличие базовых спектров подтверждает это предположение. К. Петрусевич (цит. по: Janion e. a., 1983) считает, что для некоторого диапазона экологических условий характерна определенная структура популяции в целом, причем она детерминирована и сложилась в процессе эволюции. Эту мысль подтверждает изменение возрастной структуры ценопопуляции *L. sylvatica* на последнем этапе эксцизионно-пасквальной смены елового леса белоусовым лугом, когда в образовавшихся новых экологических условиях воз-

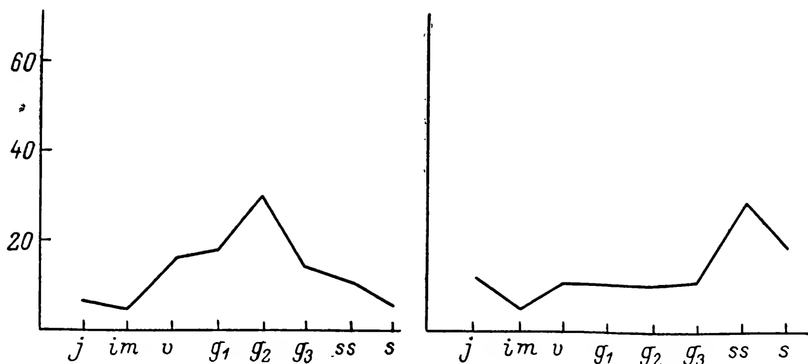


Рис. 2. Базовые возрастные спектры ценопопуляций *Luzula sylvatica* в Украинских Карпатах.

Обозначения те же, что на рис. 1.

растной спектр ценопопуляции переходит из зоны второго в зону первого базового спектра с максимумом на средневозрастных генеративных особях.

В каждом из 10 исследованных сообществ была определена надземная фитомасса (в абсолютно сухом состоянии) вегетативных и генеративных побегов, особей разных возрастных состояний, возрастных групп особей и ценопопуляций в целом. Средняя масса побегов имматурных и сенильных растений почти не различается во всех исследованных ценопопуляциях (табл. 2). У молодых вегетативных и генеративных особей наибольшая масса побегов отмечена в сообществе Fagetum luzuloso-myrtillosum. Также значительна масса побегов в других лесных ценопопуляциях и криволесьях субальпийского пояса. Во вторичных послелесных ценозах масса побегов заметно ниже и достигает минимальных показателей в сообществе Nardetum festucosum rubrae. В альпийском поясе в сообществе Deschampsietum luzuloso-calamagrostiosum, где *L. sylvatica* произрастает у высотной границы ареала, масса побегов приближается к максимальным величинам для данного вида.

Во всех ценопопуляциях побеги достигают наибольшего развития в средневозрастном генеративном состоянии. Масса особей зависит от числа побегов в парциальном кусте и числа парциальных кустов у особи. Максимальная масса

ТАБЛИЦА 2

Фитомасса побегов *Luzula sylvatica* в фитоценозах Украинских Карпат

№ участка	Возрастные состояния особей									
	im	*v*	g_1		g_2		g_3		*ss*	*s*
	I	I	I	II	I	II	I	II	I	I
1	0.13	1.38	1.58	0.95	2.43	1.13	0.83	0.58	0.34	0.06
2	0.10	1.03	1.28	0.73	2.04	0.95	0.73	0.32	0.35	0.10
3	0.09	0.98	1.17	0.76	1.88	0.93	0.46	0.26	0.28	0.08
4	0.11	0.69	0.93	0.54	1.56	0.61	0.54	0.27	0.27	0.07
5	0.08	1.08	1.24	0.78	1.90	0.97	0.51	0.28	0.25	0.06
6	0.09	0.96	1.30	0.91	2.33	1.03	1.04	0.41	0.37	0.09
7	—	1.09	—	—	2.22	—	0.80	—	0.37	0.05
8	0.12	0.70	0.82	0.30	1.26	0.42	0.50	0.20	0.28	0.07
9	0.10	0.60	0.71	0.23	0.86	0.35	0.47	0.15	0.25	0.08
10	0.14	1.10	1.25	0.63	1.90	0.88	1.06	0.24	0.28	0.06

Примечание. I — вегетативный побег, II — генеративный побег.

особей исследуемого вида, так же как и побегов, — во всех ценопопуляциях в средневозрастном генеративном состоянии (табл. 3). В данном возрастном состоянии наибольшая масса особей отмечена в тех ценопопуляциях, которые находятся в условиях, близких к своему эколого-фитоценотическому оптимуму.

ТАБЛИЦА 3

Фитомасса (г/м²) и энергозапас (ккал/м²) ценопопуляций *Luzula sylvatica* в фитоценозах Украинских Карпат

№ участка	Учетные единицы	Возрастные состояния особей							Фитомасса	Энергозапас
		im	*v*	g_1	g_2	g_3	*ss*	*s*		
1	I	0.13	1.38	5.59	23.65	4.93	1.02	0.13		
	II	0.09	2.37	10.51	60.31	5.28	0.55	0.05	79.2	356.5
2	I	0.10	1.03	3.80	12.65	3.25	1.06	0.22		
	II	0.05	2.96	13.72	64.89	5.78	1.45	0.18	89.0	400.9
3	I	0.09	0.98	5.18	28.44	1.87	0.76	0.20		
	II	0.06	1.78	11.29	183.44	4.60	1.24	0.05	202.5	912.7
4	I	0.11	0.69	2.55	5.98	1.86	0.91	0.26		
	II	0.01	0.50	1.99	3.71	1.12	1.88	0.22	9.4	42.5
5	I	0.08	1.08	4.57	13.34	2.44	0.42	0.09		
	II	0.04	1.54	7.36	31.22	3.34	0.36	0.06	43.9	197.7
6	I	0.09	0.96	2.78	6.16	2.79	0.77	0.17		
	II	0.01	0.38	0.47	4.00	1.84	1.58	0.18	8.5	38.2
7	I	—	1.09	—	4.13	1.42	0.97	0.19		
	II	—	0.15	—	0.50	0.38	0.85	0.15	2.0	9.2
8	I	0.12	0.70	1.58	3.76	1.09	0.40	0.15		
	II	0.01	0.14	0.27	0.38	0.28	0.28	0.05	1.4	6.4
9	I	0.10	0.60	1.76	4.88	2.33	0.66	0.30		
	II	0.01	0.04	0.12	0.78	0.19	0.05	0.01	1.2	5.3
10	I	0.14	1.10	2.43	7.58	5.51	0.40	0.14		
	II	0.01	0.68	1.72	7.73	3.47	0.25	0.02	13.9	60.7

Примечание. I — масса особей, г; II — масса возрастных групп особей, г/м².

Исходя из данных табл. 3, можно заключить, что основную массу ценопопуляций составляют особи средневозрастной генеративной группы, причем даже в тех ценопопуляциях, в которых абсолютный максимум в возрастном спектре приходится на группу субсенильных особей. Исключение составляет лишь ценопопуляция в сообществе Mugetum sphagnosum, где она находится на грани перехода в регрессивное состояние. Наиболее высокая фитомасса и запас энергии

ТАБЛИЦА 4

Изменение калорийности (кал/г) *Luzula sylvatica* в течение онтогенеза

Возрастные состояния особей	Повторность опыта		Среднее
	1	2	
im	4474	4466	4464
v	4457	4474	
g_1	4455	4459	
g_2	4518	4503	4511
g_3	4511	4513	
ss	4529	4528	4538
s	4545	4552	

у ценопопуляций лесных сообществ, в которых *L. sylvatica* является доминантом или кондоминантом травяно-кустарничкового яруса. В сообществах субальпийского пояса фитомасса и энергозапас ценопопуляций снижаются и вновь возрастают в альпийском поясе.

Определение энергетического эквивалента фитомассы в течение онтогенеза показало, что можно выделить примерно 3 группы возрастных состояний особей с одинаковой калорийностью (табл. 4), причем отчетливо прослеживается тенденция к увеличению аккумулированной энергии от молодых к сенильным растениям. Дальнейшие исследования должны ответить на вопрос, связано ли это

с уменьшением расхода энергии у стареющих растений или же с накоплением у них высокоэнергетических соединений.

Рассмотренные данные показывают, что изменчивость возрастного состава, численности, фитомассы и энергозапаса ценопопуляций, а также поливариантность онтогенеза, пространственного размещения особей и соотношения между вегетативным и генеративным размножением являются основными механизмами саморегуляции, которые формируют структуру ценопопуляций *L. sylvatica*, необходимую для существования данного вида в широком диапазоне эколого-фитоценотических условий Украинских Карпат.

ЛИТЕРАТУРА

Воронцова Л. И. Изменение численности и возрастного состава популяций типчака (*Festuca sulcata*) в различных условиях южной полупустыни. — В кн.: Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ. Учен. зап. Перм. пед. ин-та, т. 64, 1968, с. 79—84. — *Воронцова Л. И.* Ценопопуляции типчака (*Festuca sulcata* Hack.) и белой полыни (*Artemisia lercheana* Web.) в южной полупустыне Западного Прикаспия: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1971. 15 с. — *Денисов В. Г.* Численность и возрастной состав популяций осоки приземистой в растительности Центрально-Черноземного заповедника им. В. В. Алехина. — Учен. зап. Лен. пед. ин-та им. А. И. Герцена, № 421, 1970, с. 118—131. — *Жиляев Г. Г.* Возрастная структура ценопопуляций травянистых многолетников в первичных и вторичных биогеоценозах Черногоры. — В кн.: Материалы VI конф. молодых ученых-ботаников Украины. Киев: Наук. думка, 1979, с. 38—39. — *Жиляев Г. Г.* Ценопопуляции травянистых многолетников в первичных и вторичных биогеоценозах Черногоры: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Днепропетровск, 1981. 26 с. — *Жиляев Г. Г.* Влияние заповедности и выпаса на структуру ценопопуляций в сообществе овсяницы приземистой *Festucetum supinae*. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 4, с. 506—511. — *Жиляев Г. Г., Климишин О. С.* Насінне розмноження рослин у первинних і вторинних угрупованнях Українських Карпат. — Укр. бот. журн., 1979, т. 36, № 3, с. 219—224. — *Жукова Л. А.* Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого под влиянием выпаса. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1967, № 8, с. 66—72. — *Жукова Л. А., Ермакова И. М.* Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого (*Deschampsia caespitosa* P. B.) на пойменных и материковых лугах Московской области. — В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967, с. 114—131. — *Заугольнова Л. Б.* Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного. — В кн.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М.: Наука, 1968, с. 81—102. — *Заугольнова Л. Б.* Численность и возрастные спектры ценопопуляций ясеня обыкновенного в фитоценозах лесной и лесостепной зоны европейской части СССР. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1971, т. 76, вып. 6, с. 112—121. — *Заугольнова Л. Б.* Связь возрастного спектра ценопопуляций с биологическими свойствами вида. — В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М.: Наука, 1974, с. 38—55. — *Заугольнова Л. Б.* Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений. — В кн.: Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976, с. 81—92. — *Климишин А. С.* Динамика численности и возрастного состава ценопопуляций ожики лесной у верхней границы леса в Карпатах. — В кн.: Материалы VI конф. молодых ученых-ботаников Украины. Киев: Наук. думка, 1979, с. 18—20. — *Климишин А. С.* Изменение основных свойств ценопопуляций *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin во временном ряду дигрессивной сукцессии. — В кн.: Биология, экология и взаимоотношения популяций растений. М.: Наука, 1982, с. 128—133. — *Климишин А. С.* Сравнительная характеристика ценопопуляций *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin в биогеоценозах Карпат: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Днепропетровск, 1983. 24 с. — *Климишин А. С., Рудышин М. П.* Влияние мышевидных грызунов на возрастной состав ценопопуляций ожики лесной в еловых лесах Карпат. — В кн.: Биогеоценология, антропогенные изменения растительного покрова и их прогнозирование. Киев: Наук. думка, 1978, с. 39—40. — *Климишин О. С.* Онтогенез і вікові особливості короткокореневищного багаторічника *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin. — Укр. бот. журн., 1981, т. 38, № 5, с. 13—17. — *Климишин О. С., Слободян Г. М.* Щільність і віковий склад фітоценопопуляцій карпатських чорничників. — Укр. бот. журн., 1983, т. 40, № 1, с. 39—42. — *Малиновский К. А., Царик И. В., Кобив Ю. И.* Структура популяций автотрофного блока биогеоценоза щавеля альпийского. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1982, т. 87, вып. 3, с. 84—93. — *Малиновский К. А., Царик И. В., Коржинский Я. В. и др.* Дигрессия биогеоценотического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногоре. Киев: Наук. думка, 1984. 208 с. — *Работнов Т. А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. — В кн.: Пробл. бот., 1950а, вып. 1, с. 465—483. — *Работнов Т. А.* Некоторые вопросы изучения структуры луговых травостоев. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1950б, т. 55, вып. 2, с. 43—47. — *Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 3, 1950в, вып. 6, с. 7—204. — *Работнов Т. А.* Определение возрастного состава популяций видов в сообществе. — В кн.: Полевая геоботаника, 1964, т. 3, с. 132—145. — *Работнов Т. А.* Некоторые вопросы изучения ценотических популяций растений. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1969, т. 74, вып. 1, с. 141—149. — *Работнов Т. А.* Изучение ценотических популяций в целях изучения «стратегии жизни» видов растений. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1975, т. 80, вып. 2, с. 5—17. — *Смирнова О. В.* Объем счетной единицы при изучении ценопо-

пуляций растений различных биоморф. — В кн.: Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976, с. 72—80. — *Смирнова О. В.*, *Торопова Н. А.* О сходстве жизненных циклов и возрастного состава популяций длиннокорневищных растений дубрав. — В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М.: Наука, 1974, с. 56—69. — *Уранов А. А.*, *Смирнова О. В.* Классификация и основные черты популяций многолетних растений. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1969, т. 74, вып. 1, с. 119—134. — *Царик Й. В.*, *Климишин О. С.* Ценопопуляційна структура вторинних лучних фітоценозів Карпат. — Укр. бот. журн., 1984, т. 41, № 5, с. 9—13. — *Janion S. M.*, *Malinowski W.*, *Polak B.* Organizacja populacji — uwagi na tle dorobku prof. K. Petrusewicza. — Kosmos, 1983, A, № 32, S. 51—55.

Львовское отделение Института
ботаники им. Н. Г. Холодного
АН УССР.

Получено 28 XI 1984.

SUMMARY

Number, age composition, above-ground phytomass, and energy reserve have been determined in the coenopopulations of *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin in 10 forest, shrub, low shrub and meadow communities of the Ukrainian Carpathians within the limits of 980—1750 meters above the sea level. It has been inferred, that variability of the mentioned characters of coenopopulations, as well as polyvariation of ontogenesis, spatial arrangement of species, and correlation between the vegetative and generative reproduction, are the basic mechanisms of selfregulation, that form the structure of coenopopulations of *L. sylvatica*, allowing the given species to exist in the wide range of ecologo-phytocoenotical conditions.

УДК 582.632.2 (234.86)

Я. П. Дидух

СИСТЕМАТИКА И ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ БУКА И БУКОВЫХ ЛЕСОВ ГОРНОГО КРЫМА

YA. P. DIDUKH. SYSTEMATICS AND HISTORY OF THE DEVELOPMENT OF BEECH AND BEECH FORESTS OF THE MOUNTAINOUS CRIMEA

На основе данных сравнительного анализа морфологических признаков листьев деревьев разных популяций бука Горного Крыма делается вывод, что крымский представитель рода *Fagus* идентичен балканскому *Fagus sylvatica* subsp. *moesiaca*, а типичные *F. sylvatica* и *F. orientalis* в этом регионе не произрастают. Показано, что в процессе эволюции бука и буковых лесов в результате колебаний климата в плейстоцене нарушилась их преемственность по отношению к теплоумеренной тургайской флоре. Анализ дизъюнкций в распространении видов свидетельствует о флористической связи неморальных лесов Крыма с аналогичными лесами более северных регионов в рисс-вюрме. Формирование буковых лесов относится к голоцену.

Буковые леса в Горном Крыму занимают 32.9 тыс. га, что составляет 14.7 % всей площади лесов, и представляют огромный научный интерес и практическую ценность. Несмотря на 200-летний период изучения растительности Крыма, в настоящее время остаются недостаточно разработанными вопросы систематики рода *Fagus*, истории развития, структуры и динамики буковых лесов. При рассмотрении этих вопросов с позиций системного подхода открываются новые аспекты, отражающие существенные стороны этих явлений, которые и освещаются в данной работе.

Систематика бука

Начиная с первых работ К. И. Габлицла, П. С. Палласа, Ф. К. Биберштейна, К. Ф. Ледебура, Х. Х. Стевена, Ф. Кеппена и других ученых, для Крыма приводился *Fagus sylvatica*. После описания В. И. Липским (Lipsky, 1898) *F. orientalis* Lipsky из Закавказья возникли разногласия по поводу таксономической принадлежности крымского бука. Е. В. Вульф и Т. С. Цырина (1925) на основе анализа выборки из 26 мест листьев 126 деревьев бука 70 из них отнесли к *F. orientalis*, а остальные — к *F. sylvatica*, указав на наличие между ними переходных форм. Вульф (1936, 1947) во «Флоре СССР» и «Флоре Крыма» для Крыма приводит *F. orientalis* и *F. sylvatica* и подчеркивает, что характер варьирования количественных признаков генеративных органов не позволяет разграничить указанные виды. «Что же касается до формы дерева и вегетативных его частей, то они служить в качестве различительных признаков не могут» (Вульф, 1947 : 32). Такие выводы являются, на наш взгляд, неверными. Вульф при анализе с самого начала допустил две ошибки: 1) все популяции кавказского бука, распространенные от субальпийского до нижних поясов Талыша и Колхиды, характеризующиеся большим варьированием вегетативных и генеративных органов, отнес к *F. orientalis*; 2) не провел сравнения крымских популяций с типичным *F. sylvatica* Европы.

С иных позиций к систематике бука подошла Г. И. Поплавская (1927). На основе статистической обработки вегетативных и генеративных признаков она пришла к выводу, что крымский бук отличается от типичных *F. orientalis*

и *F. sylvatica* и является переходной формой между ними, которую она рассматривала в качестве самостоятельного вида *F. taurica* Popl. Однако Вульф (1947 : 32) не признал этот вид, указав, что диагноз *F. taurica* «. . .далеко не охватывает всего разнообразия крымских буков и не соответствует тем крайним формам, которые я отношу к типичным *F. orientalis* и *F. sylvatica*; его можно применить лишь к переходным формам между ними. Но обозначать последние каким-либо названием, а тем более видовым, нет никакого основания. Тем меньше обоснования и для обозначения всей совокупности крымских буков одним названием, т. к. это послужило бы не к выяснению, а лишь к затемнению уже начинающей выявляться картины систематики этих буков». О распространении этих видов он писал: разница в этом «. . . пока еще не установлена, т. о. указать ареал каждого из видов в пределах Крыма не представляется возможным, вследствие этого местонахождения приводятся для обоих видов сразу».

Однако, как видно из анализа более поздних ботанических работ, такое «выяснение картины систематики» бука запутало вопрос окончательно. Различие в распространении буков в Крыму не было выяснено и позднее. Если Вульф считал, что *F. orientalis* и *F. sylvatica*, не различаясь по местообитанию, представлены примерно в равном соотношении, то М. С. Шалыт (1972 : 107) в «Определителе высших растений Крыма» писал, что *F. orientalis* распространен «. . .в Горном Крыму преимущественно на северном склоне Главной горной гряды, где образует леса примерно с 450 до 1400 м над ур. м.; на южном склоне обитает в меньших высотных пределах — от 900 до 1400 м над ур. м.», а *F. sylvatica* «. . .с трудом отличается от предыдущего, вследствие чего распространение его не вполне выяснено. Обитает там же, где и Б. восточный, дает переходные формы с последним». Здесь *F. sylvatica* отводится уже второстепенная роль, а господствующим считается *F. orientalis*. Это привело к тому, что в последующих геоботанических работах в качестве эдификатора буковых лесов указывается только *F. orientalis*, а *F. sylvatica* упоминается лишь как сопутствующий вид или вовсе не приводится (Чернова, 1951; Привалова, 1956, 1958; Посохов, 1963; Рубцов и др., 1966; Кочкин, 1967, Косець, 1971, Голубев, Корженевский, 1978; Сахокиа, 1980; Шеляг-Сосонко, Дидух, 1980; Шеляг-Сосонко, 1982; Корженевский, Киселев, 1982, и др.).

Таким образом, решение вопросов систематики бука в настоящее время не удовлетворяет специалистов смежных дисциплин (ботанико-географов, геоботаников, лесоводов) и не отвечает современному взгляду на вид с позиций популяционного подхода. Данный подход, основанный на принципах системного понимания объекта, предполагает исследование пределов варьирования отдельных признаков и анализ популяции в целом, а не ее крайних форм.

Впервые такая попытка была предпринята A. Czeczott (1933), однако недостатки проведенного анализа заключались в том, что в качестве *F. orientalis* она исходно приняла популяции бука, распространенные по всей Евксинской провинции и в горах Кавказа, что, как оказалось впоследствии, является неверным. Так, И. Бондев и В. Мишич (1975) на основании дифференциального изучения буков Балканского п-ова показали возможность различия этих видов по характеру листовой пластинки: числу боковых жилок, положению максимальной ширины и отношению ширины к другим показателям. Они пришли к выводу, что *F. orientalis* в Болгарии произрастает весьма ограниченно — только по побережью Черного моря (хр. Странджа) в нижнем поясе гор на высоте до 650 м над ур. м. в условиях большой влажности климата (количество осадков — 850—950 мм), где образует олигодоминантные леса с вечнозеленым подлеском. С удалением от Черного моря, где годовая сумма осадков и влажность климата уменьшаются, средняя годовая температура понижается, этот бук сменяется переходной формой между *F. sylvatica* и *F. orientalis*, описанной как *F. sylvatica* subsp. *moesiaca* (K. Maly) Hjelmquist. Такое распространение и структура лесов из *F. orientalis* в его классических, исследованных Липским местонахождениях характерны и для Закавказья, а также для северной части Малой Азии. В нижнем лесном поясе по побережью Черного моря *F. orientalis* растет от района Сочи до Батуми, т. е. в Колхидских лесах, а также по побережью Каспийского моря в Ленкорани и у подножия Талышских гор. В таких лесах местами густой вечнозеленый подлесок образуют кустарники.

С целью определения систематической принадлежности произрастающего в Крыму вида мы провели сравнение количественных данных по установленным Бондевым и Мишичем (1975) признакам листьев крымского бука с буками из типичных мест произрастания *F. orientalis* и *F. sylvatica* (табл. 1—3). Выборки делали как в больших популяциях, взятых по всему макросклону, так и в незначительных в пределах определенных высот над уровнем моря, теневой или световой сторон, а также с одного дерева, что позволяет выявить зависимость степени варьирования этих признаков от величины размера популяции, экспозиции макросклона, высоты над уровнем моря, влияния солнечного освещения и т. д. При этом мы использовали следующие количественные показатели признаков листьев: длина и ширина, расстояние от основания до места максимальной ширины, число боковых жилок, отношение длины к ширине, отношение расстояния от основания до места максимальной ширины к ширине. К сожалению, мы не смогли сравнить все популяции по приведенным показателям, однако полученные данные позволяют сделать определенные выводы.

Так, на всем ареале буков количественные показатели характеризуемых признаков не являются постоянными, а изменяются, образуя непрерывный ряд. При этом одни показатели (число боковых жилок, расстояние от основания листьев до места максимальной ширины, отношение расстояния от основания до места максимальной ширины листа к ширине, отношение длины к ширине) изменяются закономерно и могут служить в качестве диагностических признаков разделения двух видов, а другие (абсолютные длина и ширина) не могут использоваться в качестве таковых. Приведенные в табл. 1—3 данные позволяют представить усредненную модель листьев различных видов бука и выделить признаки, по которым эти виды хорошо различаются. В первую очередь такими признаками служат число жилок (*F. orientalis* — 11—12, *F. sylvatica* — 7—8), отношение длины листьев к их ширине (*F. orientalis* — около 2.0, *F. sylvatica* — 1.6), что отражается на их форме (*F. orientalis* — эллиптические, *F. sylvatica* — округло-яйцевидные), и другие признаки, по которым сведений пока недостаточно. Как видно из приведенных данных, крымские популяции бука характеризуются промежуточными показателями по анализируемым признакам, отличаются от типичных *F. orientalis* и *F. sylvatica* и идентичны с балканским *F. sylvatica* subsp. *moesiaca*. Анализ вариабельности отдельных признаков листьев крымских буков из выборок с разных макросклонов и вершины гряды, с разных высот (от 490 до 1300 м над ур. м.) и мест различной степени освещенности (теневая и световая), различного объема (от 1 до 100 деревьев) показывает, что хотя и имеются небольшие различия, но они недостоверны и в отличие от Кавказа, где с изменением высоты над уровнем моря от нескольких метров до 2300 м наблюдаются закономерные изменения (Абашидзе, 1974), здесь не выявлены какие-либо закономерности.

История развития бука и буковых лесов Крыма

История буковых лесов Крыма специально не изучалась, хотя некоторые сведения имеются в работах В. П. Малеева (1940, 1948), Г. Э. Гроссета (1979) и др.

Изучение истории развития видов или сообществ представляется сложным из-за неполноты ископаемых остатков, являющихся единственным прямым доказательством тех или иных исторических событий. В связи с этим наряду с прямыми фактами флорогенетики используют косвенные. Однако трактовка косвенных данных не всегда однозначна и нередки случаи, когда одни и те же данные применяются для доказательства диаметрально противоположных, альтернативных точек зрения. Этому часто способствует и то, что исследователи нередко игнорируют некоторые факты или не обращают на них внимания.

Применение системного подхода в качестве хотя еще слабо разработанной методологии исследования развития при использовании как непосредственных следов геологической летописи, так и современных фактов, которые могут быть истолкованы в историческом аспекте, дает возможность представить себе этот процесс через последовательность явлений или состояний. В данной работе мы попытались не только провести анализ развития бука и буковых лесов, но рас-

ТАБЛИЦА 1

Изменчивость длины и ширины листьев популяций бука, мм

№ п. п.	Высота над уровнем моря, м	Число листьев	Длина $M \pm m$	Длина σ	Длина C, %	Ширина $M \pm m$	Ширина σ	Ширина C, %
			Крым					
1	500—800	108	98.3±0.97	10.1	10.3	57.2±0.86	8.9	15.6
2	750	102	100.0±1.40	14.0	14.0	50.7±1.33	13.4	26.4
3	600—1200	82	85.0±1.52	14.6	17.2	50.0±1.13	10.8	21.6
4	800—1200	88	77.9±1.24	11.9	15.3	51.2±1.38	13.3	26.0
5	800—1200	111	83.8±1.16	11.9	10.3	42.2±1.07	10.1	23.9
6	700—1200	101	87.2±1.46	14.7	16.8	49.8±0.82	8.3	16.6
7	600—800	99	73.4±1.22	12.1	16.5	47.0±0.76	7.5	16.0
8	1250	102	90.9±1.96	13.7	15.1	53.9±0.88	8.9	16.5
9	1000	109	82.1±1.22	12.5	15.2	50.4±0.85	8.8	17.5
10	1200	102	78.4±1.47	10.9	16.9	47.7±0.76	7.7	16.1
11	600	102	95.4±1.56	15.7	16.4	54.6±1.03	10.4	19.0
12	600	102	90.8±1.19	12.0	13.2	49.3±0.61	6.1	12.4
			***Fagus orientalis* (Балканы, Закавказье)**					
13	0—400	85	101.0±1.78	16.4	16.2	54.8±0.11	10.2	18.6
14	0—400	45	104.0±1.88	12.6	12.1	49.1±0.15	10.4	21.1
15	0—250	147	95.5±2.07	25.1	26.3	55.5±0.13	15.7	28.2
16	0—250	173	91.7±2.06	27.1	29.5	49.9±0.11	15.1	30.3
			***F. sylvatica* (Западная Европа)**					
17	0—200	90	78.4±1.20	11.4	14.5	49.6±0.10	8.1	16.4
18	500—800	100	79.8±1.26	12.6	15.8	50.8±0.06	6.0	11.8
19	100—1200	100	78.1±1.03	10.3	13.2	42.3±0.08	7.8	18.5
20	500—800	100	76.8±1.01	10.1	13.1	46.0±2.64	8.4	18.2
			***F. sylvatica* subsp. *moesiaca* (Болгария)**					
21	—	200	91.8±1.65	23.4	25.4	50.1±0.10	12.9	25.7
22	—	349	83.0±1.11	20.7	24.9	49.8±0.07	13.2	26.6
23	—	69	71.8±2.19	17.4	24.3	43.0±0.14	12.9	27.6
24	—	46	86.6±2.40	16.6	19.2	48.3±0.17	11.3	22.5
25	—	23	94.0±4.25	20.4	21.7	50.3±0.24	11.3	22.5

Примечание. Здесь и в табл. 2 и 3: 1 — Демерджи-яйла (южный макросклон); 2 — Ангарский перевал—Демерджи; 3 — Чатырдаг (южный макросклон); 4 — Ай-Петри (южный макросклон); 5 — Демерджи (северный макросклон, в тени); 6 — Чатырдаг-Ангарский перевал; 7 — Большой каньон Крыма (северный макросклон); 8 — Демерджи (вершина); 9 — Демерджи (ущелье); 10 — Чатырдаг (освещенные листья); 11 — Долгоруковская яйла (вершина): 12 — Долгоруковская яйла (вершина, с одного дерева); 13 — западное Закавказье (Батуми); 14 — юго-восточное Закавказье (Ленкорань); 15, 16 — Странджа (юго-восточная Болгария); 17 — Оксфорд; 18 — Будапешт; 19 — Средняя Европа; 20 — Львов; 21 — Стара Планина; 22 — Шумен; 23 — Врбишский перевал; 24 — гора Котел; 25 — северо-восточная Болгария. Полученные данные: 15, 16, 21—25 — Бондев, Мишич (1975); 17, 18, 20 — Czeczott (1933); остальные — результаты исследований автора.

ТАБЛИЦА 2

Изменчивость расстояния от основы листьев до максимальной ширины и числа жилок листьев популяций бука

№ п. п.	Высота над уровнем моря, м	Число листьев	Расстояние от основы листьев до максимальной ширины, мм $M \pm m$	σ	C, %	Число жилок $M \pm m$	σ	C, %
			Крым					
1	500—800	108	45.8±0.78	8.1	17.7	10.3±0.11	1.2	11.5
2	750	102	53.4±0.80	8.1	15.2	9.9±0.19	0.9	9.5
3	600—1200	82	39.6±1.47	17.8	44.9	9.2±0.10	0.9	10.1
4	800—1200	88	39.0±0.81	7.6	19.5	8.7±0.10	0.9	10.6
5	800—1200	110	38.7±0.68	7.1	18.3	8.9±0.08	0.9	9.1
6	700—1200	101	42.5±0.69	7.1	16.4	9.5±0.09	0.7	7.3

№ п. п.	Высота над уровнем моря, м	Число листьев	Расстояние от основы листьев до максимальной ширины, мм			Число жилок		
			$M \pm m$	σ	C, %	$M \pm m$	σ	C, %
7	600—800	99	50.4±1.25	12.4	24.6	8.9±0.12	1.2	12.6
8	1250	102	43.4±0.78	7.9	18.2	9.3±0.10	1.0	10.4
9	1000	109	36.4±0.77	8.0	22.0	8.7±1.05	1.1	12.1
10	1200	102	38.6±0.62	6.3	16.3	8.3±0.01	0.9	10.9
11	600	102	47.4±0.86	8.7	18.3	9.8±0.10	0.1	10.2
12	600	102	43.1±0.67	6.7	13.3	8.5±0.08	0.8	10.0
			Fagus orientalis (Балканы, Закавказье)					
13	0—400	85	51.6±1.14	10.5	20.3	12.3±0.13	0.1	9.7
14	0—400	45	48.8±1.29	8.6	18.1	12.8±0.13	0.9	7.0
15	0—250	147	50.3±1.06	12.8	25.8	11.2±0.13	1.6	14.5
16	0—250	173	41.8±0.94	12.4	29.7	10.2±0.09	1.2	11.7
			F. sylvatica (Западная Европа)					
17	0—200	90	—	—	—	8.2±0.10	1.0	12.1
18	500—800	100	—	—	—	9.0±0.08	0.8	9.2
19	100—1200	100	30.8±0.53	5.53	17.4	7.6±0.08	0.8	11.1
20	500—800	100	—	—	—	7.0±0.05	1.1	15.7
			F. sylvatica subsp. *moesiaca* (Болгария)					
21	—	200	47.0±0.82	11.6	24.7	10.2±0.13	1.9	18.7
22	—	349	41.8±0.54	10.0	23.9	9.3±0.76	1.4	15.3
23	—	69	38.8±1.08	8.9	23.1	8.7±0.16	1.3	15.3
24	—	46	44.6±1.36	9.3	20.7	8.9±0.21	1.5	16.3
25	—	23	48.9±2.27	10.9	22.3	9.5±0.96	1.7	18.1

ТАБЛИЦА 3

Коэффициенты отношений некоторых признаков листовой пластинки популяций бука

№ п. п.	Высота над уровнем моря, м	Число листьев	Отношение длины листьев к их ширине			Отношение расстояния от основы до максимальной ширины листьев к их ширине		
			$M \pm m$	σ	C, %	$M \pm m$	σ	C, %
			Крым					
1	500—800	108	1.6±0.001	0.01	6.0	0.8±0.004	0.04	5.0
2	750	102	1.8±0.03	0.3	21.0	0.9±0.01	0.1	15.0
3	600—1200	153	1.6±0.01	0.2	10.0	0.8±0.01	0.1	1.0
4	800—1200	88	1.4±0.03	0.3	18.0	0.8±0.04	0.4	47.0
5	800—1200	111	1.7±0.02	0.2	10.0	0.8±0.01	0.1	12.5
6	700—1200	101	1.7±0.02	0.2	9.0	0.8±0.01	0.1	15.0
7	600—800	99	1.7±0.02	0.2	9.4	0.9±0.01	0.1	13.0
8	1250	102	1.4±0.02	0.2	17.0	0.8±0.01	0.1	11.0
9	1000	109	1.6±0.02	0.2	15.0	0.7±0.01	0.1	17.0
10	1200	102	1.6±0.02	0.2	11.0	0.8±0.01	0.8	12.0
11	600	102	1.7±0.02	0.2	11.0	0.9±0.01	0.1	12.0
12	600	102	1.8±0.02	0.2	9.0	0.9±0.01	0.1	11.0
			Fagus orientalis (Балканы, Закавказье)					
13	0—400	85	2.0±0.02	0.2	9.0	1.0±0.01	0.1	10.0
14	0—400	45	2.1±0.02	0.2	7.6	0.9±0.01	0.1	10.0
15	0—250	147	2.0±0.03	0.2	8.1	—	—	—
16	0—250	173	1.9±0.03	0.2	7.8	—	—	—
			F. sylvatica (Западная Европа)					
17	0—200	90	1.6±0.02	0.2	10.3	—	—	—
18	500—800	100	1.6±0.02	0.1	8.3	—	—	—

смотреть это на основе сопоставления с развитием других растительных сообществ Крыма, дать интерпретацию альтернативным фактам и явлениям, увязав их друг с другом во временнóм и территориальном отношениях. В результате полученная нами усредненная картина развития буковых лесов, не противоречащая на данном этапе их исследования существующим фактам, представляет собой лишь более или менее достоверную «модель», которая, конечно, отличается от реально протекавшей эволюции. Трудность воссоздания такого процесса заключается и в том, что из Крыма неизвестны ископаемые материалы. Однако такие данные имеются из соседних регионов (Балкан и Кавказа) и могут быть экстраполированы на территорию Крыма.

На основе палеоботанических сведений достоверно доказано, что из произрастающих в Европе двух видов бука наиболее древним, известным в ископаемом состоянии с третичного периода является *F. orientalis* (Czeczott, 1933; Колаковский, 1960; Ильинская, 1982). Czeczott (1932) считала, что из этого вида в плиоцене в западной части Средиземноморья в условиях океанического климата вычленился *F. sylvatica*, который во время интерстадиалов плейстоцена, распространяясь на восток, гибридизировал с *F. orientalis*. Процесс гибридизации охватывал широкую зону, вследствие чего сформировался географически очерченный вид *F. moesiaca*. Вульф (1935) полагал, что последний представляет собой промежуточное звено в ходе формирования наиболее молодого *F. sylvatica* из *F. orientalis*. На основе морфологических признаков, разграничения ареалов и различия в экологии видов Мишич и Бондев (Mišić, 1960; Бондев, Мишич, 1975) пришли к выводу, что *F. sylvatica* произошел от *F. orientalis* путем аллопатрического видообразования. *F. sylvatica*, расселяясь, гибридизировал с *F. orientalis*, в результате чего возникла форма, определяемая как *F. sylvatica* subsp. *moesiaca*, которая по морфологическим признакам и экологическим требованиям занимает промежуточное положение между этими видами. Более сложную картину происхождения буков на основе ископаемых данных рисует А. А. Колаковский (1960). Анцестральные формы буков он выводит из мелового периода, которые в третичное время образовали две группы. Исходной формой первой группы, к которой относятся анализируемые нами буки, был *F. antipofii* Heer, произраставший, по его мнению, вдоль горных побережий Тетиса от Дальнего Востока до Атлантики. В плиоцене из него вычленились *F. orientalis* и *F. pliocenica* Sap. Последний, который Н. Я. Шварева (1964) синонимизирует с *F. attenuata* Goepp., возник в конце плиоцена и является предком *F. sylvatica*. Детальные исследования И. А. Ильинской (1982) показали, что *F. antipofii*, который рос в олигоцене—миоцене, доходил на запад только до Приуралья. Судя по строению листовой пластинки, из этого вида очень трудно вывести *F. orientalis*. Возможно, произраставшие в миоцене—раннем плиоцене *F. juliae* Jakubov, еще близкий к *F. antipofii*, и *F. pliocenica*, а также *F. orientalis* var. *palibinii* Iljinskaya, близкие к современному *F. orientalis*, явились промежуточным звеном между *F. antipofii* и *F. orientalis*. *F. sylvatica* по морфологическим признакам листовой пластинки более сходен с ископаемым *F. attenuata*, отпечатки которого известны из миоцена—плиоцена, чем с современным *F. orientalis*. Таким образом, мы не исключаем начала дифференциации между современными *F. orientalis* и *F. sylvatica* еще в период миоцена, хотя судить об этом на основании строения листьев, конечно, сложно, так как, возможно, названные виды (*F. attenuata* и *F. sylvatica*) и не находились в системе родства, а имеют лишь внешнее сходство. Однако на основании полученных ископаемых остатков, анализа морфологических признаков, географического распространения и экологии можно считать доказанным, что реликтовым, наиболее древним из числа произрастающих в настоящее время в Европе и на Кавказе буков является *F. orientalis*. *F. sylvatica* subsp. *moesiaca*, представляющий собой переходную форму между *F. sylvatica* и *F. orientalis*, — наиболее молодой подвид, возникший в результате гибридизации между названными видами.

Для описания процесса развития буковых лесов Крыма мы используем косвенные сведения: данные анализа современной флоры буковых лесов, экологической обстановки Крыма в сравнении с таковой соседних регионов, увязки во времени и пространстве процессов развития различных типов растительности.

Леса из наиболее древнего вида *F. orientalis*, сохранившие черты реликтовой теплоумеренной флоры третичного периода, как указывают Малеев (1940), А. А. Гроссгейм (1948), И. Пенев (1956), H. Walter, (1956), C. Regel (1959), V. Mišić (1960), В. Мишич (1974), Мишич, Бондев (1975), Колаковский (1961), I. Horvat e. a. (1974), А. Г. Долуханов (1980) и многие другие исследователи, сохранились лишь в юго-восточной части Балкан (хр. Странджа, окрестности г. Стамбула, о. Атос и др.), на Черноморском побережье Турции (Лазистан и примыкающие склоны Понтийских гор), в Колхиде и Талыше, где произрастают в нижнем поясе гор и по ущельям благодаря обилию осадков (> 1000 мм), влажности климата и высокой средней температуре зимы (> 0 °С). Такие леса характеризуются олигодоминантностью древесного яруса, который в различных регионах наряду с *F. orientalis* формируют *Castanea sativa* Mill., *Zelkova carpinifolia* (Pall.) C. Koch, *Parrotia persica* (DC.) C. A. Mey., *Carpinus caucasica* Grossh., *Alnus barbata* C. A. Mey., *Quercus hartwissiana* Stev. и им сопутствуют *Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Kunth ex Iljinskaya, *Ficus colchica* Grossh., *Acer laetum* C. A. Mey., *A. pseudoplatanus* L., *Diospyros lotus* L. и др. Для них часто характерна свита из вечнозеленого подлеска и ряда листопадных видов, которые большинство исследователей (Колаковский, 1960; Долуханов, 1980, и др.) считают реликтовыми в составе этих лесов, а В. Б. Сочава (1949), наоборот, — недавно появившимися в результате инкумбации поясов. Кустарниковый ярус образуют *Rhododendron ponticum* L., *Ruscus ponticus* Woronow ex Grossh., *R. hypoglossum* L., *R. colchicus* P. F. Yeo, *R. hyrcanus* Woronow, *Daphne pontica* L., *Ilex colchica* Pojark., *Hedera colchica* (C. Koch) C. Koch, *H. taurica* Carriére, *Buxus colchica* Pojark., *B. sempervirens* L., *Laurocerasus officinalis* M. Roem., *Vaccinium arctostaphylos* L., *Viburnum orientale* Pall., *Syringa vulgaris* L., *Hypericum nummularioides* Trautv., *H. xylosteifolium* (Spach) N. Robson, *Lonicera caprifolium* L., *Corylus colurna* L., *Mespilus germanica* L., *Epigaea gaultherioides* (Boiss. et Bal.) Takht., *Epimedium pubigerum* (DC.) Morr. et Decne., *E. colchicum* (Boiss.) Trautv., *Trachystemon orientalis* (L.) G. Don fil., *Dioscorea caucasica* Lipsky, *Periploca graeca* L. и другие виды, многие из которых известны в ископаемом состоянии с третичного времени (Вульф, 1944; Колаковский, 1952; Ипатова, 1975). Для этих лесов характерны представители тропических семейств: *Ebenaceae*, *Moraceae*, *Hamamelidaceae*, *Juglandaceae* и *Aquifoliaceae*. В Крыму все эти виды отсутствуют; встречаются лишь *Mespilus germanica*, *Hedera taurica*, *Ruscus ponticus* и *R. hypoglossum*, практически не связанные с буковыми лесами. Таким образом, на основе сравнения видового состава лесов *Fagus orientalis* и крымских лесов *F. sylvatica* subsp. *moesiaca* можно сделать вывод, что между ними очень мало общего. Этот факт наряду с общей видовой бедностью лесов Крыма указывает на отсутствие преемственности и свидетельствует либо о возможных перерывах в развитии крымских буковых лесов, либо об их молодом возрасте. Для решения этих вопросов необходимо представить себе весь ход развития буковых лесов, в связи с чем проанализируем их современную флору и палеоботанические данные.

Еще A. Engler (1879), Н. И. Кузнецов (1891), A. Adamović (1909), а позднее М. Г. Попов (1927), Е. Н. Синская (1933), Вульф (1944), А. Л. Тахтаджян (1957) и многие другие ботаники указывали на генетическую связь характерных видов буковых лесов (виды родов *Fagus*, *Buxus*, *Rhododendron*, *Dioscorea*, *Acer*, *Tilia*, *Hedera*, *Castanea*, *Ilex* и др.) с гималайскими и американскими субтропическими видами, считая, что в третичное время представители этих родов широко расселились по побережью Тетиса на запад от Дальнего Востока до Атлантического океана, образуя теплоумеренную тургайскую флору. Это подтверждается и палеоботаническими находками, которые свидетельствуют о произрастании на смежных с Крымом территориях наряду с указанными представителями также видов родов *Morus*, *Zelkova*, *Myrica*, *Pterocarya*, *Ficus*, *Castanopsis*, *Dryophyllum*, *Artocarpus*, *Pilea* и др. (Лейе, 1969; Щекiна, 1974; Ильинская, 1982). Р. В. Камелин (1967) на основании данных об отсутствии в Средней Азии целого ряда характерных для тургайской флоры семейств (*Fagaceae*, *Taxaceae*, *Dioscoreaceae*, *Araliaceae* и др.) и около 70 родов (например, *Carpinus*, *Rhododendron*, *Syringa*, *Castanea*, *Tilia*, *Circaea*, *Sanicula*, *Ruscus*, *Buxus*, *Ilex*, *Parrotia*, *Mercurialis*, *Dentaria*, *Hedera*, *Paris*, *Asarum* и др.) доказал, что флора, дериватом которой

являются гирканские и колхидские леса, сходные с лесами Гималаев, не заходила в Среднюю Азию, а, начиная с неогена в Средней Азии параллельно шло развитие чернолесья и более ксерофильных комплексов «прашибляка». Орогенетические процессы, вызвавшие поднятие горных систем Средней, Передней, Малой Азии, а также вокруг Средиземного и Понтического морей и в связи с этим ксерофитизацию климата в олигоцене—плиоцене, были причиной резкого сокращения ареала тургайской флоры и иррадиации в западные регионы, в том числе и Крым, флоры сухих субтропиков типа прашибляка (или «вельвичии», дериват по М. Г. Попову), представленной родами *Juniperus*, *Pistacia*, *Paliurus*, *Rhus*, *Cotinus*, *Arbutus*, *Celtis*, *Jasminum*, *Colutea* и др. Тургайская флора, видимо, сохранилась лишь вокруг Средиземного и Понтийского морей в изолированных рефугиумах с влажным климатом.

Могли ли существовать тургайские леса в Горном Крыму в плиоцене? Однозначный ответ на этот вопрос дать нельзя, так как прямых доказательств в виде ископаемых остатков нет, но если допустить, что экологическая обстановка в этот период была более благоприятна для их развития и распространения, чем в настоящее время, то такие леса, и в частности из *Fagus orientalis*, могли произрастать в горных ущельях. Косвенным доказательством является наличие в этом регионе, главным образом в пределах нижнего пояса растительности, таких элементов этого комплекса, как *Ruscus hypoglossum*, *R. ponticus*, *Mespilus germanica*, *Tamus communis*, *Hedera taurica*. Но, видимо, из-за засушливых условий в Крыму леса влажных субтропиков не имели здесь широкого распространения, а господствовали сообщества сухих субтропиков типа прашибляка.

Возможно, в плейстоцене ареал бука неоднократно изменялся, что нарушило преемственность в развитии лесов неморального типа. В период оледенений Крым представлял собой изолированный рефугиум, в котором наряду с формированием плейстоценовых и бореальных комплексов сохранялись и сухие субтропические леса, но в отличие от Кавказа, Малой Азии и Балкан отсутствовали сообщества влажных теплоумеренных лесов тургайского типа (Lämmermayer, 1923; Синская, 1933).

Во время миндель-рисского интерстадиала продвижение бука на северо-восток на Украине зафиксировано до линии Чернобыль—Полтава—Жданов (Пашкевич, 1975). Несмотря на то что в географическом отношении Крым представлял собой остров, как свидетельствуют многочисленные ботанические и зоологические данные, биологической изоляции от северных регионов не было (Гроссет, 1936; Гричук, 1982). В этот период существовал контакт между европейской и кавказской неморальными флорами, и в частности между европейской и кавказской популяциями бука.

Рисское оледенение оказало существенное влияние на растительность территорий, расположенных южнее ледника (Гроссет, 1936, 1979; Клеопов, 1941; Вульф, 1944; Малеев, 1948; Лавренко, 1981, и др.), и привело к сокращению ареала бука, который мог сохраниться в наиболее защищенных теплых и влажных рефугиумах Балкан, Кавказа, Малой Азии и, возможно, Крыма. Развитие растительного покрова в этот период шло в направлении криоксерофитизации— процесса, альтернативного развитию гумидных сообществ. Явление криоксерофитизации проявилось в Крыму как в специфике видообразования и формирования растительности разреженных сосновых лесов паркового типа с лугово-степным травостоем, аналогичных «плейстоценовой лесостепи», в понимании И. М. Крашенинникова (1937), так и в явлении редукции прашибляка. В результате редукции исчезли даже из нижнего пояса Южного берега Крыма многие термофильные виды, распространенные ранее севернее Крыма, и сформировались хвойные можжевеловые и крымскососновые редколесья, в состав которых проникли элементы плейстоценового комплекса. Именно с этим периодом мы связываем появление, расселение и для части таксонов формообразование в Крыму *Betula pendula* Roth, *Juniperus hemisphaerica* J. et C. Presl, *J. sabina* L., *Pinus sylvestris* L. (включая *P. kochiana* Klotzsch ex C. Koch), *Anthericum ramosum* L., *Carex humilis* Leyss., *Androsace villosa* L. (включая близкий вид *A. taurica* Ovcz.), *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench, *Aconitum anthora* L., *Clematis integrifolia* L., *Helianthemum canum* (L.) Baumg. (включая близкий вид *H. stevenii* Rupr. ex Juz. et Pozd.), *Senecio inte-*

grifolius (L.) Clairv. (включая *S. jailicola* Juz.) и других видов, что подтверждается находками остатков *Betula*, *Juniperus*, *Pinus* в пещерах (Малеев, 1948). Широкое распространение и в настоящее время ценозов этого типа, формирующих верхний пояс растительности, как и нарушение преемственности в развитии неморальной флоры из тургайской свидетельствуют о значительном влиянии рисского оледенения на районы Горного Крыма.

История развития неморальных комплексов, близких к современному типу, в Крыму, по нашему мнению, берет начало из рисс-вюрмского (микулинского) межледниковья. Видовой состав их хотя и характеризуется древними генетическими связями с тургайской флорой, но, как мы указывали выше, по сравнению с современными лесами Колхиды, Ленкорани и Восточных Балкан сильно обеднен. О флористической связи крымских неморальных лесов с лесами более северных регионов в этот период свидетельствуют такие косвенные факты, как наличие дизъюнкции (Донецкий кряж—Крым) в распространении следующих видов: *Physospermum cornubiense* (L.) DC., *Symphytum tauricum* Willd., *Vincetoxicum scandens* (Bartl.) Gren. et Godr., *Veronica umbrosa* Bieb., *Scilla sibirica* Haw., *Arum elongatum* Stev., *Lysimachia verticillata* Spreng., *Astragalus glycyphylloides* DC., *Allium decipiens* Fisch. ex Schult. et Schult. fil. (включая близкий *A. auctum* Omelcz.). Эти виды хотя и не характерны для буковых, а относятся к свите дубовых лесов (Шеляг-Сосонко, 1974), однако в настоящее время они изредка встречаются и в буковых лесах. Согласно утверждениям Синской (1933), Сочавы (1949), В. П. Гричука (1982) и других исследователей, бук в это время имел подчиненное значение и входил в состав олигодоминантных лесных ценозов. Отсутствие этих видов в западных районах УССР свидетельствует о том, что на территорию Донецкого кряжа они не могли проникнуть с запада в голоцене, как и не могли бы пережить влияние рисского ледника: развитие криоксерофильной флоры исключает развитие неморальной. Они не могли расселиться в Донбасс из Крыма в голоцене. Об отсутствии такой связи свидетельствует то, что в Крыму не встречается целый ряд неморальных широко распространенных в настоящее время в лесостепи видов, как, например, *Acer platanoides* L., *Asarum europaeum* L., *Aegopodium podagraria* (только два местонахождения, объясняемые заносом), *Adoxa moschatellina* L., *Carex pilosa* Scop., *Festuca altissima* All., *Allium ursinum* L., *Anemone nemorosa* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Paris quadrifolia* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Chrysosplenium alternifolium* L., *Hepatica nobilis* Mill., *Ranunculus auricomus* L. и ряд других, не говоря уже о западных, характерных для буковых лесов видах, таких, как, например, *Festuca altissima*, *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin, *Arum alpinum* Schott et Kotschy, *Aposeris foetida* (L.) Less.

Нерешенным остается вопрос о том, что представлял собой проникший в Крым бук: типичный *Fagus sylvatica*, гибридизировавший и поглотивший здесь *F. orientalis*, или это был сформировавшийся на Балканах гибрид *F. sylvatica* subsp. *moesiaca*? Если допустить первое, то балканские, крымские и кавказские популяции являются автохтонными и вероятность различия их признаков больше, чем в случае, если принять за основу вторую версию. Для решения этих вопросов необходимы более глубокие исследования и сравнения признаков (в том числе и анализа хромосом) всех географических популяций бука.

В результате вюрмского оледенения ареал бука был разорван и была окончательно изолирована неморальная растительность Горного Крыма от аналогичной растительности окружающих регионов. В этот период, как свидетельствуют данные палеогеографии, в условиях сурового климата продолжают формироваться и развиваться криоксерофильные комплексы. Неморальная флора сохранилась, видимо, по ущельям, откуда в голоцене началась ее экспансия. Неморальные виды в зависимости от их биологических особенностей и действия лимитирующих факторов занимали определенные экониши и образовали современные формации лесов. Развитие буковых лесов Крыма уже шло автохтонно и параллельно с развитием буковых лесов Западной Европы и Кавказа и связывается с поздним голоценом (Сочава, 1949; Firbas, 1952; Тумаджанов, 1955; Пашкевич, 1975; Petrov, Palamarev, 1975; Сябряй, Венглинский, 1978; Гричук, 1982, и др.). Этому способствовали как биологические особен-

ности бука, так и хозяйственная деятельность человека, определяющие исход конкурентной борьбы с другими лесными породами в пользу этого вида.

Автор выражает благодарность Р. В. Камелину и С. Г. Жилину за советы при подготовке данной работы.

ЛИТЕРАТУРА

Абашидзе Л. Я. Изменчивость листьев ценотических популяций восточного бука (*Fagus orientalis* Lipsky) в различных частях его ареала. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 9, с. 1287—1294. — *Бондев И., Мишич В.* Изменчивость популяций двух видов бука (*Fagus orientalis* и *F. sylvatica* ssp. *moesiaca*) на территории стыка их ареалов в Восточной Болгарии. — В кн.: Problems of Balkan flora and vegetation. Sofia, 1975, p. 247—263. — *Вульф Е. В.* Кавказский бук, его распространение и систематическое положение. — Бот. журн. СССР, 1935, т. 20, № 5, с. 494—544. — *Вульф Е. В.* Сем. Буковые — *Fagaceae* A. Br. — В кн.: Флора СССР. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 320—356. — *Вульф Е. В.* Историческая география растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 546 с. — *Вульф Е. В.* Сем. *Fagaceae* A. Br. — В кн.: Флора Крыма. Т. 2, вып. 1. М.; Л.: Огиз—Сельхозгиз, 1947, с. 29—43. — *Вульф Е. В., Цырина Т. С.* Материалы для изучения крымского бука. — Зап. Крымск. о-ва естествоисп. и любит. прир. т. 8, Симферополь; Крымгосиздат, 1925, с. 75—82. — *Голубев В. Н., Корженевский В. В.* Особенности высотного распределения растительности в Южном Крыму. — Бюл. Никитск. бот. сада, 1978, вып. 3 (37), с. 19—23. — *Гроссгейм А. А.* Растительный покров Кавказа. М.: Изд-во МОИП, 1948. 267 с. — *Гроссет Г. Э.* О происхождении флоры Крыма и степей, прилегающих с севера. — Землеведение, 1936, т. 38, вып. 4, с. 383—418. — *Гроссет Г. Э.* О происхождении флоры Крыма. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1979, т. 84, вып. 1, с. 64—84; вып. 2, с. 35—55. — *Гричук В. П.* Растительность Европы в позднем плейстоцене.— В кн.: Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. М.: Наука, 1982, с. 92—109. — *Долуханов А. Г.* Колхидский подлесок (современные позиции в лесах Кавказа, ботанико-географические связи и вопросы происхождения). Тбилиси: Мецниереба, 1980. 262 с. — *Ильинская И. А. Fagaceae.* — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1982, с. 60—73. — *Ипатова З.* Развитие растительности в олигоценовое время в восточной Болгарии. — В кн.: Problems of Balkan flora and vegetation. Sofia, 1975, p. 43—49. — *Камелин Р. В.* О некоторых замечательных аномалиях во флоре горной Среднеазиатской провинции. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 4, с. 447—460. — *Клеопов Ю. Д.* Перигляциальные степи европейской части СССР. — Тр. Наук.-досл. інст. бот., 1941, т. 4, с. 167—181. — *Колаковский А. А.* Плиоценовая флора Сухуми. — Тр. Сухумск. бот. сада, 1952, вып. 3, с. 83—151. — *Колаковский А. А.* К истории бука Евразии. — Тр. МОИП, секция бот., 1960, т. 3, с. 141—156. — *Колаковский А. А.* Растительный мир Колхиды. М.: Изд-во МГУ, 1961. 460 с. — *Корженевский В. В., Киселев О. А.* Фитоценосистема восточнобуковых лесов южного макросклона Главной гряды Крымских гор. — В кн.: Структура растительности и биоэкология растений Крыма. Ялта, 1982, с. 26—35. — *Косець М. І.* Букові ліси. — В кн.: Ліси УРСР. Київ: Наук. думка, 1971, с. 137—177. — *Кочкин М. А.* Почвы, леса и климат Горного Крыма и пути их рационального использования. М.: Колос, 1967. 368 с. — *Крашенинников И. М.* Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена. — Сов. бот., 1937, № 4, с. 16—45. — *Кузнецов Н. И.* Элементы Средиземноморской области в Западном Закавказье. — Зап. Русск. геогр. о-ва, 1891, т. 23, вып. 3. 200 с. — *Лавренко Е. М.* О растительности плейстоценовых перигляциальных степей СССР. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 3, с. 313—327. — *Лейє Я. Б.* Спорово-пилкові комплекси із неогенових відкладів північного узбережжя Тендерівської затоки Чорного моря. — Укр. бот. журн., 1969, т. 26, № 3, с. 57—61. — *Малеев В. П.* Основные этапы истории растительности Средиземноморья в четвертичный период. — Изв. ВГО, 1940, т. 72, вып. 2, с. 158—183. — *Малеев В. П.* Основные этапы развития растительности Средиземноморья и горных областей юга СССР (Кавказа и Крыма) в четвертичный период. — Тр. Гос. Никитск. бот. сада, 1948, т. 25, вып. 1—2, с. 3—28. — *Мишич В.* Реликтовые полидоминантные сообщества с буком и их значение для объяснения происхождения, развития и ценологической дифференциации современных буковых лесов Балканского полуострова. — В кн.: Тр. Тбил. ин-та леса, 1974, т. 21, с. 116—127. — *Мишич В., Бондев И.* Буковые леса Восточной Югославии и Болгарии. — В кн.: Problems of Balkan flora and vegetation. Sofia, 1975, p. 311—320. — *Пашкевич Г. А.* Распространение бука на Украине в плейстоцене. — В кн.: Флора, систематика и филогения растений. Киев: Наук. думка, 1975, с. 288—298. — *Пенев И.* Върху разпространението и биологиета на лавровишнята (*Laurocerasus officinalis* Roem.) у нас. — Изв. на Ботан. ин-та. Кн. 5. София: Изд-во на БАН, 1956, с. 229—258. — *Попов М. Г.* Основные черты истории развития флоры Средней Азии. — Бюл. Среднеазиат. гос. ун-та, 1927, вып. 15, с. 239—292. — *Поплавская Г. И.* Материалы по изучению изменчивости крымского бука. — Журн. Русск. бот. о-ва, 1927, т. 12, № 1—2, с. 59—86. — *Посохов П. П.* Верхняя граница лесов в горах Крыма. — Бот. журн., 1963, т. 48, № 10, с. 1438—1456. — *Привалова Л. А.* Растительный покров восточного нагорья Крыма и его хозяйственное использование. — Тр. Гос. Никитск. бот. сада, 1956, т. 26, 153 с. — *Привалова Л. А.* Растительный покров нагорий Бабугана и Чатырдага. Общее заключение по всему Крымскому нагорью. — Тр. Гос. Никитск. бот. сада, 1958, т. 28, 203 с. — *Рубцов Н. И., Котова И. Н., Махаева Л. В.* Растительный покров. — В кн.: Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 6. Украина и Молдавия, вып. 4, Крым. Л., 1966, с. 36—50. — *Сахокиа М. Ф.* Евксинские широколиственные леса. — В кн.: Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980, с. 183—188. — *Синская Е. Н.* Основные черты эволюции лесной растительности Кавказа

в связи с историей видов. — Бот. журн. СССР, 1933, т. 18, № 5, с. 370—406; № 6, с. 487—515. — *Сочава В. Б.* О происхождении буковых лесов Кавказа. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1949, № 2, с. 224—236. — *Сябряй С. В.*, *Венглинский И. В.* История развития растительности северного побережья Черного моря в голоцене по данным маринопалинологии. — Тез. докл. VI Дел. съезда ВБО. Л.: Наука, 1978, с. 362—363. — *Тахтаджян А. Л.* К вопросу о происхождении умеренной флоры Евразии. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 11, с. 1635—1653. — *Тумаджанов И. И.* К постплиоценовой истории лесной растительности Северного Кавказа. — Тр. Тбилис. бот. ин-та, 1955, т. 17, с. 162—219. — *Чернова Н. М.* Растительный покров западных яйл и их хозяйственное использование. — Тр. Гос. Никитск. бот. сада, 1951, т. 25, вып. 3, с. 11—188. — *Шалыт М. С.* Сем. *Fagaceae* — Буковые. — В кн.: Определитель высших растений Крыма. Л.: Наука, 1972, с. 107—108. — *Шварева Н. Я.* Род *Fagus* из нижнесарматских отложений горы Кортумовой (г. Львов). — Бот. журн., 1964, т. 49, № 4, с. 523—533. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Широколиственные леса и производные сообщества на их месте. — В кн.: География растительного покрова Украины. Киев: Наук. думка, 1982, с. 80—151. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.*, *Дидух Я. П.* Ялтинский горно-лесной государственный заповедник. Ботанико-географический очерк. Киев: Наук. думка, 1980. 183 с. — *Щекіна Н. О.* Матеріали до флори та рослинності півдня України в меотичному віці. — Укр. бот. журн., 1974, т. 31, № 6, с. 710—716. — *Adamović A.* Vegetationsverhältnisse der Balkanländer. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1909. 567 S. — *Czeczott A.* Distribution of *Fagus orientalis* Lipsky. — Die Buchenwälder Europas. Bern; Berlin: Verlag Hans Huber, 1932, S. 362—387. — *Czeczott A.* Studium nad zmiennością liści buków *F. orientalis* Lipsky, *F. sylvatica* L. i form przejściowych. — Rozcnik polskiego towarzystwa dendrologicznego. Vol. 5. 1933, Lwów, S. 45—121. — *Engler A.* Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt. Bd 1. Leipzig, 1879. 202 S. — *Firbas F.* Waldgeschichte Mitteleuropas. Bd 2. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1952. 256 S. — *Horvat I.*, *Glavač V.*, *Ellenberg H.* Vegetation Südosteuropas. — Geobot. Selecta, 4. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1974. 768 S. — *Lämmermayer L.* Die Entwicklung der Buchenassoziation seit dem Tertiär. — Rep. Spec. Nov., 1923, vol. 24, Berlin: Verlag des Repert. Fabeckstr. 100 S. — *Lipsky W.* Florae caucasicae imprimis colchicae. — Тр. СПб. бот. сада, 1898, т. 14, вып. 2, с. 300—305. — *Mišić V.* Reliktni individualni variabilitet Balkanske Bukve u Garvan Klisuri (N. R. Makedonija) i Kavkaske Bukve u Batumu (GSSR). — Biologiški institut N. R. Srbije. Zbornik radova. Kn. 3, N 3, Beograd, 1960, S. 1—31. — *Petrov S.*, *Palamarev E.* Hauptrichtungen, Leistungen und Probleme der paläobotanischen Untersuchungen des Tertiärs und Quertärs in Bulgarien. — Problems of Balkan flora and vegetation. Sofia, 1975, p. 22—31. — *Regel C.* Vegetationsprobleme aus der Ostmediterranis. — Ber. Schweiz. Bot. Ges., Bd 58, 1948, S. 45—60. — *Regel C.* Vegetationzonen und Vegetationsstufen in der Türkei. — Fed. Repert., 1959, Bd 3, Hf 138. S. 230—282. — *Walter H.* Vegetationsgliederung Anatoliens. — Flora oder allgemeine bot. Zeitung, Jena, 1956, Bd 143, Hf 2, S. 295—326.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного
АН УССР,
Киев.

Получено 20 II 1984.

SUMMARY

Based upon the data on the comparative analysis of leaf morphological characters of beech trees of various populations, it has been concluded that the Crimean beech is identical to the Balkanian *Fagus sylvatica* ssp. moesiaca, whereas typical *F. orientalis* and *F. sylvatica* do not occur in that region. It has been shown that in the course of beech and beech forest evolution as a result of Pleistocene climate fluctuations, beech—and—Turgai flora of moist subtropical succession was disturbed. Disjunction analysis in the distribution of species is indicative of floristic connection between nemoral Crimean forests with the analogous forests of northern regions in the Riss-Würm. Formation of beech forests dates back to the Holocene.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.651

Т. Е. Теплякова

РОД *ASARUM* И ЕГО ПОЛОЖЕНИЕ В СЕМЕЙСТВЕ *ARISTOLOCHIACEAE*

T. E. TEPLIAKOVA. THE GENUS *ASARUM* AND ITS POSITION IN THE FAMILY *ARISTOLOCHIACEAE*

В настоящее время ряд систематиков подразделяют род *Asarum* s. l. на несколько обособленных родов, имеющих существенные различия в строении цветка. Автор на основании проведенных морфологических исследований с учетом литературных данных, в частности по биохимическому составу, предлагает новую систему рода *Asarum* s. str.; описывается новая триба *Asareae* и дается схема филогенетических взаимоотношений родов этой трибы.

Сем. *Aristolochiaceae* Juss., к которому принадлежит род *Asarum* L. s. l., А. Л. Тахтаджян (1966) относит к подклассу *Magnoliidae*, в который, по его мнению, объединены представители покрытосеменных, наиболее близких к гипотетической предковой группе ныне живущих растений.

В сем. *Aristolochiaceae* выделяют от 7 до 13 родов и до 600 видов (Трифонова, 1980) преимущественно вьющихся кустарников или многолетних трав с очередными, часто сердцевидными листьями, без прилистников. У представителей этого семейства цветки, как правило, одиночные, обоеполые, актиноморфные или зигоморфные (у родов *Aristolochia* L., *Holostylis* Duch. и *Gaeotaenium* F. Maek.), со сростнолистной или трехлопастной чашечкой, с хорошо развитыми лепестками — только у монотипного рода *Saruma* Oliv., рудиментарные лепестки были отмечены у *Asarum canadense* L. (Braun, 1861). Тычинки в числе от 3 до 12, чаще 12, расположенные в 1 или 2 круга, со свободными или приросшими к столбику нитями. Нередко тычиночные нити продолжены в надсвязник, пыльники большей частью экстрорзные. Пыльцевые зерна однобороздные у видов рода *Saruma*, многобороздные и многопоровые у представителей рода *Asarum* s. l., безапертурные у остальных видов (Агабабян, 1969).

Сем. *Aristolochiaceae* подразделяется на три подсемейства:

1. *Asaroideae* Spach с родами *Saruma* и *Asarum* s. l., имеющими, как правило, актиноморфные цветки и полушаровидную завязь.
2. *Apamoideae* Solereder с родами *Thottea* Rottb. и *Apama* Lam., имеющими актиноморфные цветки и продолговатую завязь.
3. *Aristolochioideae* с родами *Holostylis*, *Aristolochia*, *Hocquartia* Dumort. и *Euglipha* Chod. et Hassler, имеющими зигоморфные цветки.

M. Gregory (1956) в результате цитогенетического исследования пришла к выводу о естественности сем. *Aristolochiaceae* и предложила следующую схему филогенетических связей родов: от предполагаемой предковой формы отходят три ветви, соответствующие трем названным подсемействам. Первая ветвь, наиболее близкая к исходной форме, ведет к монотипному роду *Saruma*, а от него непосредственно — к роду *Asarum* s. l., остальные две ветви отходят от гипотетической предковой формы независимо от линии *Saruma—Asarum*. Таким образом, у рода *Asarum* s. l. наиболее тесные связи с родом *Saruma*, который представлен в современной флоре одним видом, произрастающим в Китае, — *S. henryi* Oliv.

S. henryi — вьющийся кустарник с тонкими супротивными сердцевидными листьями и одиночными цветками, сидящими на цветоножках, более коротких, чем листья. Цветок имеет и чашечку, и венчик. Чашечка в верхней части разде-

лена на 3 овально-округлые, отогнутые доли. Лепестки расположены поочередно с долями чашечки, они округло-почковидные. Тычинок 12, они свободные и равные по длине столбикам, имеют удлиненные отростки связников и экстрорзно расположенные двугнездные пыльники. Гнезда пыльников раскрываются интрорзно. Плодолистиков 6, в нижней части по спинке они срастаются с чашечкой, между собой почти до основания свободные.

В настоящее время род *Asarum* s. l. ряд систематиков подразделяют на несколько обособленных родов, представители которых имеют существенные различия в строении цветка. Достаточно обоснованным нам представляется выделение из рода *Asarum* s. l. следующих родов: *Heterotropa* Morr. et Decne., *Asiasarum* F. Maek., *Hexastylis* Rafin., *Gaeotaenium*, виды которых имеют завязь от полунижней до нижней, трубку околоцветника внутри сетчатую, пластинчатую или гладкую, столбики свободные или сросшиеся в колонку, цветки актиноморфные или зигоморфные.

У видов рода *Asiasarum* число хромосом, как правило, 2n=26, лишь у *A. dimidiatum* (F. Maek.) F. Maek. 2n=24 (Tanaka, 1935; Fujita, 1966); для видов рода *Hexastylis* характерно число хромосом 2n=26 (Gregory, 1956); у видов рода *Heterotropa* преобладает число хромосом 2n=24, лишь у *H. megacalyx* F. Maek. 2n=48 и у *H. serpens* F. Maek. 2n=36 (Tanaka, 1935; Fujita, 1966; Yuasa, Maekawa, 1976); у видов рода *Asarum* s. str. число хромосом 2n=26 (Gregory, 1956; Fujita, 1966; Yuasa, Maekawa, 1976).

Представители рода *Asarum* s. str., так же как и виды близких к нему родов *Asiasarum* и *Hexastylis*, содержат в своих листьях и побегах эфирные масла. У видов рода *Asiasarum* в составе эфирных масел преобладают метилэвгенол до 50%, сафрол, эукарвон, встречаются фенол, пинен, пальмитиновая кислота (Горяев, 1952; Fujita, 1966). У *Hexastylis arifolia* (Michx.) Small преобладает сафрол, встречаются эвгенол (0.5 %), фенол, метилэвгенол, азарон, пинен, сесквитерпен (Fujita, 1966).

Виды рода *Asarum* s. str. (*A. europaeum* L., *A. canadense*, *A. caudatum* Lindl., *A. caulescens* Maxim.) содержат метилэвгенол, азарон и пинен, у разных видов встречаются борнеол, фенол, терпен, сесквитерпен и сесквитерпеноиды (Fujita, 1966; Endo e. a., 1976). Среди видов рода особое положение по химическому составу эфирных масел занимают *A. canadense*, который не имеет азарона, и *A. caulescens*, который не имеет азарона и метилэвгенола, при этом оба вида содержат гераниол и линалол. Однако нельзя делать далеко идущие заключения о филогенетической близости видов только на основании сведений о химическом составе эфирных масел, как это делает Y. Fujita (1966), считая *A. canadense* материнским видом не только для рода *Asarum* s. str., но и для родов *Asiasarum*, *Hexastylis* и *Heterotropa*. Во-первых, не изучен химический состав у значительного числа видов родов *Asarum* s. str., *Hexastylis* и *Heterotropa*, особенно у видов, имеющих более примитивные признаки строения генеративных органов; во-вторых, даже при наличии полной химической характеристики каждого вида названных родов нельзя строить филогенетическую систему без учета морфологических признаков и географического распространения видов.

В составе подсем. *Asaroideae* мы предлагаем выделить трибу *Asareae* Tepljacova в составе родов *Heterotropa*, *Hexastylis*, *Asiasarum* и *Asarum*, часто объединяемых в род *Asarum* s. l. Представители этой трибы отличаются от рода *Saruma* тем, что являются травянистыми растениями, имеющими цветки с простым околоцветником и очередные листья, а от рода *Gaeotaenium* — наличием актиноморфных цветков; для большинства видов этих четырех родов, входящих в трибу *Asareae*, характерно содержание в составе эфирных масел метилэвгенола.

Trib. Asareae Tepljacova trib. nov. — Plantae perennes, herbaceae, foliis alternatis, floribus actinomorphis.

Typus: *Asarum* L. s. str.

Многолетние травянистые растения с очередными листьями; цветки с правильным околоцветником.

Тип: *Asarum* L. s. str.

Ниже приводятся синонимика и характеристика родов, входящих в состав данной трибы.

Genus 1. *Heterotropa* Morr. et Decne. 1834, Ann. Sci. Nat. (Paris) 1 : 314; F. Maekawa, 1953, Proc. 17th Pacif. Sci. Congr. Bot. 5 : 217. — *Asarum* sect. *Heterotropa* (Morr. et Decne.) A. Br. 1861, Index Sem. Hort. Bot. Berol. Appendix: 12; Duchartre, 1864, in DC., Prodr. 15, 1 : 427, p. p. excl. *A. blumei* Duch. — *Asarum* sect. *Ceratasarum* A. Br. 1861, l. c. : 12, p. p. excl. pl. amer. — *Asarum* subgen. *Gamoasarum* Araki, 1937, Acta Phytotax. Geobot., 6, 2 : 135, p. p. excl. sect. *Asiasarum* (F. Maek.) Araki et sect. *Hexastylis* (Rafin.) Araki; idem, 1953, op. cit. 15, 2 : 33.

Цветки актиноморфные; доли околоцветника отделены от трубки отчетливым кольцом; трубка околоцветника подлинно трубчатая; столбики свободные; завязь полунижняя.

Т и п: *H. asarioides* Morr. et Decne.

Многочисленные виды этого рода растут в Японии и Китае.

Genus 2. *Asiasarum* F. Maek, 1936, in Nakai, Fl. Sylv. Kor. 21 : 17; idem, 1953, l. c.: 217. — *Asarum* subgen. *Gamoasarum* sect. *Asiasarum* (F. Maek.) Araki, 1937, l. c. : 135; idem, 1953, l. c. : 33.

Цветки актиноморфные; нижняя часть трубки околоцветника подлинно трубчатая, а верхняя часть ложно трубчатая; внутренняя поверхность трубки околоцветника пластинчатая; столбики свободные; завязь полунижняя.

Т и п: *A. sieboldii* (Miq.) F. Maek.

Род представлен 4 видами, распространенными в северной части Восточной Азии: *A. sieboldii* (Miq.) F. Maek. с дельтовидно-сердцевидными листьями, растет в Японии, исключая о. Хоккайдо; *A. heterotropoides* (Fr. Schmidt) F. Maek. с почковидно-сердцевидными листьями, растет на п-ове Корея, в Приморье, на Сахалине и Хоккайдо; *A. dimidiatum* (F. Maek.) F. Maek. с 3 тычинками, растет на о. Сикоку и о. Среднем Кюсю; *A. maculatum* (Nakai) F. Maek. с пятнистыми листьями, растет в южной части Корейского архипелага.

Genus 3. *Hexastylis* Rafin. 1825, Neogenyton : 3; idem, 1836, Fl. Tellur. 1 : 99; F. Maekawa, 1953, l. c. : 217; Blomquist, 1957, Brittonia, 8, 4 : 455. — *Asarum* sect. *Homotropa* A. Gray, 1842, Journ. Bot. (London) 1 : 225. — *Asarum* sect. *Ceratasarum* A. Br. 1861, l. c. : 12, p. p. excl. pl. asiat.; Duchartre, 1864, in DC., l. c.: 422. — *Asarum* subgen. *Gamoasarum* sect. *Hexastylis* (Rafin.) Araki, 1937, l. c. : 135. — *Heterotropa* auct. non Morr. et Decne.: A. Gray, 1842, l. c.: 225, p. min. p. excl. *H. arifolia* (Michx.) A. Gray et *H. virginica* (L.) A. Gray. — *Asarum* subgen. *Ceratasarum* sect. *Ceratasarum* auct. non A. Br.: Smidt, 1935, in Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfam., Aufl. 2, 16b : 204. — *Asarum* subgen. *Gamoasarum* sect. *Ceratasarum* auct. non A. Br.: Araki, 1953, l. c. : 33.

Цветки актиноморфные: трубка околоцветника подлинно трубчатая; внутренняя поверхность околоцветника сетчатая или пластинчатая только в самой нижней части, реже — гладкая; столбики срастаются только в основании; завязь полунижняя.

Л е к т о т и п: *H. arifolia* (Michx.) Small.

Виды этого рода произрастают в Северной Америке.

Genus 4. *Asarum* L. 1753, Sp. Pl. : 442, p. p.; idem, 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 201, p. p. — *Asarum* L. subgen. *Choriasarum* Araki, 1937, l. c. : 135; idem, 1953, l. c. : 33.

Цветки актиноморфные; трубка околоцветника ложно трубчатая, ее внутренняя поверхность гладкая; столбики срастаются в колонку; завязь нижняя.

Л е к т о т и п: *A. europaeum* L.

Виды этого рода растут в Европе, на Кавказе, в горах Южной Сибири, в Гималаях, Восточной Азии и в Северной Америке.

Несмотря на безусловную близость рода *Gaeotaenium* к трибе *Asareae*, мы не считаем возможным включить его в эту трибу; виды рода отличаются от представителей трибы наличием зигоморфных цветков.

Genus *Gaeotaenium* F. Maek. 1953, l. c. : 217.

Цветки зигоморфные; трубка околоцветника подлинно трубчатая, ее внутренняя поверхность гладкая; столбики срастаются в колонку; завязь нижняя.

Т и п: *G. epiginum* (Hayata) F. Maek.

Три вида этого рода растут в Китае, причем один из них — только на о. Тайвань.

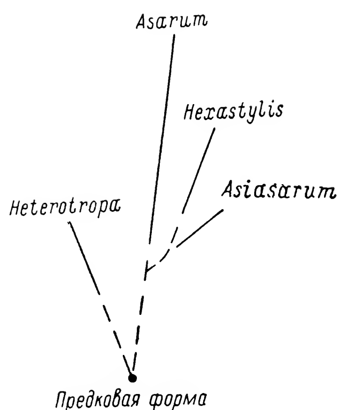


Схема филогенетических взаимоотношений в трибе *Asareae*.

На основании строения генеративных органов можно считать род *Gaeotaenium* эволюционно наиболее продвинутым в подсем. *Asaroideae*.

Среди представителей трибы *Asareae* наиболее примитивными признаками в строении цветка, по нашему мнению, выделяются виды родов *Heterotropa* и *Asiasarum*, имеющие цветки со свободными столбиками, полунижнюю завязь и пластинчатую или сетчатую внутреннюю поверхность околоцветника (вероятно, последний признак может служить доказательством листового происхождения околоцветника). При этом следует отметить, что виды рода *Heterotropa* имеют околоцветник с долями, отделяющимися от его трубки отчетливым кольцом, чего нет у видов других родов. Это подчеркивает обособленное положение рода *Heterotropa* в трибе *Asareae* и позволяет предположить, что становление этого рода произошло значительно раньше, чем становление родов *Asiasarum*, *Hexastylis* и *Asarum* (возможно, в самом начале третичного периода), и в дальнейшем он развивался в относительно стабильных условиях Юго-Восточной Азии, где в современных флорах Китая и Японии имеются многочисленные виды рода *Heterotropa*.

У видов рода *Hexastylis* наблюдается срастание столбиков у их основания, внутренняя поверхность околоцветника пластинчатая или сетчатая только в нижней ее части, а завязь остается полунижней; вероятно, этот род обособился в конце третичного периода, когда единый Ангарский материк начал разделяться на Азию и Северную Америку на широте Южной Камчатки, Сахалина и Японии (Букс, 1963).

Виды рода *Asarum* имеют признаки более высокой организации: столбики, сросшиеся в колонку, гладкая внутренняя поверхность околоцветника и нижняя завязь.

По мнению F. Maekawa (1953), родина современных родов *Heterotropa*, *Asiasarum*, *Hexastylis* и *Asarum* — северная часть Азии; продвигаясь к югу, некоторые из них достигли южной части Азии и образовали род *Heterotropa*, другие проникли в Северную Америку и дали начало роду *Hexastylis*, третьи распространились в районе Японского моря на востоке Азии и сформировали род *Asiasarum*.

В целом в пределах трибы *Asareae* эволюция, по-видимому, шла от форм, имеющих цветки со свободными столбиками, полунижней завязью и пластинчатой или сетчатой внутренней поверхностью околоцветника, к образованию форм, имеющих цветки со сросшимися в колонку столбиками, нижней завязью и гладкой внутренней поверхностью околоцветника (см. рисунок).

К роду *Asarum* s. str. относятся многолетние травянистые растения с ползучими надземными побегами, несущими по 2—3 чешуевидных листа и от 1 до 3 (чаще 2) листьев с развитой листовой пластинкой. Листья в очертании сердцевидные или сердцевидно-почковидные, реже почковидные, более или менее опушенные. Цветки одиночные, верхушечные, от 1 до 4 см дл. у различных видов. Трубка околоцветника в нижней части прирастает к завязи, а в верхней образована тесно сомкнутыми долями, отчетливо отделяется от отгиба (доли околоцветника в верхней части отогнуты назад или наверху, прямостоячие или отклоненные горизонтально, часто с остроконечиями или удлиненными отростками). Внутренняя поверхность околоцветника гладкая, зев без перетяжки. Связники тычинок с отростками, размеры которых варьируют у различных видов от долей миллиметра до нескольких сантиметров. Столбики срастаются в колонку. Завязь нижняя.

В настоящее время известны всего 13 видов этого рода, произрастающих в умеренных областях северного полушария, причем наибольшее число — 7 видов — свойственно горным областям Китая и Японии, 4 вида произрастают

в Северной Америке, 1 вид — на Кавказе, в Передней Азии и отчасти в Южной Европе, 1 вид — в Европе и в горах Южной Сибири.

Огромные дизъюнкции в распространении рода *Asarum* s. str. не позволяют с уверенностью определить время и центр происхождения этого рода, но, вероятно, становление рода *Asarum* s. str. началось на Ангарском материке еще в конце мелового периода. Благоприятные условия неогена (Синицын, 1965) позволили представителям рода *Asarum* s. str. расселиться по всему северному полушарию и сохраниться до настоящего времени в районах с относительно стабильными условиями существования.

Род *Asarum* s. str. в нашем понимании по объему соответствует подроду *Choriasarum* Araki рода *Asarum* s. l. Y. Araki (1937, 1953) предложил подразделение этого таксона на секции по следующим признакам: 1) по характеру отгиба — доли околоцветника прямостоячие, отогнутые назад или отклоненные; 2) по наличию или отсутствию отростков у долей околоцветника; 3) по длине отростков связников у тычинок.

В результате Araki выделил в составе рода *Asarum* s. l. 3 секции: *Euasarum* A. Br. — с прямостоячими долями околоцветника и хвостовидными отростками связников; *Calidasarum* Araki — с долями околоцветника, в верхней части горизонтально отклоненными, с хвостовидными отростками и со связниками, имеющими короткие отростки; *Japonasarum* (Nakai) Araki — с отогнутыми тупыми долями околоцветника и со связниками с короткими отростками.

К секции *Euasarum* Araki (1937, 1953) относит *A. europaeum*, к секции *Calidasarum* — *A. leptophyllum* Hayata и *A. caudigerum* Hance.

В системе Araki остается неясным положение американских видов. Maekawa (1953) отмечает, что представители секции *Euasarum* широко распространены в Евразии и Северной Америке; очевидно, он относит в эту секцию не только все североамериканские виды, но и виды секции *Calidasarum*, не признавая ее самостоятельности. При этом в секцию *Japonasarum* он включает, помимо типового вида *A. caulescens*, еще *A. himalaicum* Hook. fil. et Thoms., *A. balansae* Franch. и *A. brevistylum* Franch. Однако у американских видов *A. canadense* и близких к нему *A. acuminatum* (Ashe) Bickn. и *A. reflexum* Bickn. доли околоцветника отогнутые и отростки связника короткие, что скорее сближает их с видами секции *Japonasarum*, чем с видами секции *Euasarum*, имеющими прямостоячие доли околоцветника и удлиненные отростки связников.

Ввиду изложенного мы решили провести критический пересмотр рода *Asarum* s. l. с целью уточнения основных филогенетических тенденций этого рода, имеющих определенное значение для изучения флорогенетических связей современных флор умеренных областей Евразии и Северной Америки. По совокупности признаков, свойственных каждому виду рода *Asarum*, можно выделить несколько групп, имеющих разное таксономическое значение. Первая группа — признаки, общие для рода в целом: околоцветник внутри гладкий, завязь нижняя, столбики срастаются в колонку, цветки актиноморфные, отростки у тычинок более или менее удлиненные. Вторая группа — признаки подродов, демонстрирующие две тенденции развития рода: доли околоцветника отогнутые назад или прямостоячие хотя бы после отцветания. Третья группа — признаки секции: длина отростков долей околоцветника, длина отростков связников, степень прирастания тычиночных нитей к колонке. Четвертая группа — признаки рядов: число листьев на годичном побеге. Пятая группа — признаки видов, характеризующие их самобытность: форма, консистенция и опушение листа, его способность к перезимовыванию, форма верхушки завязи, длина колонки, окраска и форма околоцветника, форма и окраска семян.

Systema generis *Asarum* L. s. str.

Subgen. 1. Reflexasarum Tepljacova subgen. nov. — Asarum subgen. *Choriasarum* Araki, 1937, l. c.: 135, p. min. p. excl. typo; idem, 1953, l. c. : 33, p. min. p. excl. typo. — Perigonii laciniae reflexae.

Typus: *A. canadense* L.

Доли околоцветника отогнуты назад.

Тип: *A. canadense* L.

Sect. 1. *Japonasarum* (Nakai) Araki, 1937, l. c. : 135; idem, 1953, l. c. : 33. — *Japonasarum* Nakai, 1936, Fl. Sylv. Kor. 21 : 16. — *Asarum* sect. *Euasarum* A. Br. 1861, l. c. : 12, p. p.

Тычиночные нити не прирастают к колонке, отростки связника тупые.

Тип: *A. caulescens* Maxim.

A. caulescens растет в Японии в горных тенистых листопадных лесах, *A. brevistylum* встречается в Китае (Сычуань), *A. balansae* — во Вьетнаме.

Sect. 2. Reflexasarum Tepljacova sect. nov. — Filamenta columnae affixa; processus connectivi subulati.

Typus: *A. canadense* L.

Тычиночные нити прирастают к колонке; отростки связника шиловидные.

Тип: *A. canadense* L.

Ser. 1. Canadensia Tepljacova ser. nov. — Ramus annotinus foliis 2 instructus.

Typus: *A. canadense* L.

Годичный побег с 2 листьями.

Тип: *A. canadense* L.

Виды этого рода растут в лесах Северной Америки: *A. canadense*, *A. acuminatum* и *A. reflexum*.

Ser. 2. Himalaica Tepljacova ser. nov. — Ramus annotinus folio uno instructus.

Typus: *A. himalaicum* Hook. fil. et Thoms.

Годичный побег с одним листом.

Тип: *A. himalaicum* Hook. fil. et Thoms.

A. himalaicum растет в умеренном поясе Гималаев.

Subgen. 2. *Asarum*. — *Asarum* subgen. *Choriasarum* Araki, 1937, l. c. : 135, p. max. p. excl. sect. *Japonasarum*; idem, 1953, l. c. : 33, p. max. p. excl. sect. *Japonasarum*.

Доли околоцветника прямые или отклоненные во время цветения, а затем прямые.

Тип: лектотип рода.

Sect. 1. *Calidasarum* Araki, 1937, l. c. : 135; idem, 1953, l. c. : 33.

Доли околоцветника с удлиненными отростками; тычиночные нити не прирастают к колонке; отростки связников тупые и короткие.

Тип: *A. leptophyllum* Hayata.

A. leptophyllum растет на о. Тайвань, *A. caudigerum* — на о. Тайвань и в юго-восточном Китае, *A. cardiophyllum* Franch. — в Западном Китае, *A. caudatum* — во мшистых сосняках тихоокеанского побережья Северной Америки.

Sect. 2. *Asarum*. — *Asarum* sect. *Euasarum* A. Br. 1861, l. c. : 12, p. p., nom. illegit.; Araki, 1937, l. c. : 135, p. p.; idem, 1953, l. c. : 33, p. p.

Доли околоцветника с загнутым внутрь заострением; тычиночные нити прирастают к колонке, отростки связников шиловидные, до 1.5 раз длиннее пыльников.

Тип: лектотип рода.

A. europaeum растет в Европе и в горах Южной Сибири, *A. intermedium* (C. A. Mey. ex Domin) Grossh. встречается на Кавказе, в Передней Азии и в Южной Европе (Duda, 1949; Shönfelder, 1973; Seybold, 1974; Kukkonen, Uotila, 1977).

Филогенетические взаимоотношения в роде *Asarum* s. str. проследить очень трудно в связи с древностью рода. Можно предположить, что уже в неогене происходила дифференциация двух тенденций в строении цветка: образовались секции *Japonasarum* (доли околоцветника отогнутые назад) и *Calidasarum* (доли околоцветника прямостоячие хотя бы после отцветания), давшие начало двум современным подродам. До настоящего времени представители этих секций сохранились в тихоокеанском регионе: в Юго-Восточной Азии (*A. brevistylum*, *A. balansae*, *A. cardiophyllum*, *A. caudigerum*), Японии (*A. caulescens*) и Северной Америке (*A. caudatum*).

В плейстоцене, до развития глобальных оледенений, образовались и расселились в умеренных областях северного полушария современные виды секций *Reflexasarum* и *Asarum*, продолжающие уже наметившиеся в неогене две тен-

денции в строении цветка. Таким образом, разделение рода *Asarum* s. str. на два подрода, наметившееся, вероятно, в неогене, получило дальнейшее развитие в плейстоцене.

К голоцену уже существовали представители всех современных секций: *Japonasarum*, *Calidasarum*, *Reflexasarum* и *Asarum*. В это время происходит лишь дифференциация видов ряда *Canadensia*.

ЛИТЕРАТУРА

Агабабян В. Ш. Палиноморфология некоторых покрытосеменных. — Биол. журн. Армении, 1969, т. 22, № 7, с. 54—66. — *Букс И. И.* Географическое значение проблемы Берингии. — Вестн. МГУ, География, сер. 5, 1963, № 1, с. 50—55. — *Горяев М. И.* Эфирные масла флоры СССР. — Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1952. 380 с. — *Синицын В. М.* Древние климаты Евразии. Ч. 1. Палеоген и неоген. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965. 267 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Трифонова В. И.* Порядок Кирказоновые (*Aristolochiales*). Семейство Кирказоновые (*Aristolochiaceae*). — В кн.: Жизнь растений. Т. 5, ч. 1. М.: Просвещение, 1980, с. 172—175. — *Araki Y.* The species of *Asarum* in the Santan District. — Acta Phytotax. Geobot., 1937, vol. 6, № 1—4, p. 122—135. — *Araki Y.* Systema generis *Asari*. — Acta Phytotax. Geobot., 1953, vol. 15, № 2, p. 33—36. — *Braun A.* *Asarum* (*Ceratasarum*) variegatum A. Br. et Bouché. — Index Sem. Hort Bot. Berol., Appendix, 1861, p. 12—13. — *Dalla Torre C. G.*, *Harms H.* Genera siphonogamarum ad systema Englerianum conscripta. 1900, p. 137—138. — *Duda J.* *Asarum europaeum* L. var. *intermedium* C. A. Mey. v Beskydách na Moravě. — Přirod. sborn. ostrav. kraja, 1949, № 10, c. 364—367. — *Endo J.*, *Nakamura T.*, *Nagasawa M.* Geographical variation of *Asarum caulescens* Maxim. — J. Jap. Bot., 1976, vol. 51, № 7, p. 209—219. — *Fujita Y.* Class and Phylogeny of the genus *Asarum* viewed from the constituents of essential oils. — Bot. Mag. Tokyo, 1966, vol. 79, № 940—941, p. 783—790. — *Gregory M. P.* A phyletic rearrangement in the *Aristolochiaceae*. — Amer. J. Bot., 1956, vol. 43, № 2, p. 110—122. — *Hoehne F. C.* Monographia illustrada das Aristolochiaceas brasilieras. — Memor. Inst. Oswaldo Cruz, 1927, t. 20, f. 1, p. 1—175. — *Kukkonen I.*, *Uotila P.* On the taxonomy, morphology and distribution of *Asarum europaeum* (*Aristolochiaceae*). — An. Bot. Fen., 1977, № 14, p. 131—142. — *Maekawa F.* Geohistorical distribution of east asiatic *Asaraceae*. — In: Proc. 17th Pacif. Sci. Congr. Bot. Wellington, 1953, vol. 5, p. 217—219. — *Schönfelder P.* *Asarum ibericum* — eine übersehene Sippe unserer Flora? — Götting. Florist. Rundbr., 1973, № 7, S. 29. — *Seybold S.* Unterscheidung von *Asarum europaeum* L. s. str. and *Asarum ibericum* Stev. ex Woron. — Götting. Florist. Rundbr., 1974, № 8, Hf. 2, S. 50—53. — *Tanaka N.* Cytological studies in *Asaraceae*. — Bot. Mag. Tokyo, 1935, vol. 49, № 577—588, p. 709—717. — *Yuasa H.*, *Maekawa F.* Chromosomes of *Asarum* and *Heterotropa* (*Aristolochiaceae*) into the Ryukyu Islands. — La Kromosomo, 1976, t. 2, № 1, p. 8—18.

Ленинградский государственный университет.

Получено 20 VI 1984.

УДК 582.998 (575)

Бот. журн., т. 70, № 8

И. У. Тагаев

ЗАМЕТКИ О НЕКОТОРЫХ СРЕДНЕАЗИАТСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЯХ РОДА *SCORZONERA* (*ASTERACEAE*)

I. U. TAGAEV. NOTES ON SOME MEDITERRANEAN REPRESENTATIVES OF THE GENUS *SCORZONERA* (*ASTERACEAE*)

Освещаются результаты критической обработки отдельных спорных видов рода *Scorzonera*, а также описывается новый подвид *S. turkestanica* subsp. *susamyrica*. Для двух видов указываются новые местонахождения в Средней Азии. В частности, *S. circumflexa* впервые приводится для флоры Туркмении, а *S. franchetii* — для флоры Узбекистана.

О самостоятельности *Scorzonera albertoregelia* C. Winkl.

В 1890 г. К. Ю. Винклер (Winkler, 1890) описал новый вид *S. albertoregelia* по единственному экземпляру, собранному А. Э. Регелем между Пакшифом и Каратегином (Центральный Памиро-Алай).

В ряде работ С. Ю. Липшица (1933, 1939) данный вид рассматривался как самостоятельный.

В 1962 г. С. С. Ковалевская при обработке рода *Scorzonera* L. для «Флоры Узбекистана» отнесла этот вид в синонимы *S. tragopogonoides* Regel et Schmalh.

Липшиц (1964) при обработке рода *Scorzonera* для «Флоры СССР» (т. 29) не изменил своего мнения и принял этот вид в качестве самостоятельного, а в примечании писал: «Вид описан Винклером по одному экземпляру, позднее никем не собирался и требует дополнительных исследований. Возможно, что наиболее характерные признаки *S. albertoregelia* — многочисленные карликовые стебли и корзинки, превышающие стебли, связаны с тем, что образчик, послуживший для описания этого вида, представляет регенерат объеденного скотом растения (? *S. tragopogonoides*)».

Проведенные нами исследования показали, что вполне достоверный гербарный материал по этому виду имеется только в Гербарии Института ботаники АН ТаджССР и происходит он из Центрального Зеравшана и Гиссарского хребта. Именно здесь находили экземпляры, совпадающие с типом и описанием Винклера.

Приводим диагностические признаки обоих видов.

S. albertoregelia	*S. tragopogonoides*
Стебель 2—4 (10) см выс.	Стебель 20—30 (50) см выс.
Листья линейные, 0.2—0.3 см шир.	Листья злаковидные, узко- или широколинейные, 0.3—0.6 см шир.
Корзинки узкие, 0.5—0.6 см шир., 3—4 см дл. в цветках, 4—5 см дл. в плодах	Корзинки широкие, 0.8—1 см шир., 5 см дл. в цветках, 6 см дл. в плодах
Цвет венчиков желтый	Цвет венчиков обычно красновато-сиреневый, реже желтый, быстро краснеющие
Ареал: Памиро-Алай (эндемик)	Ареал: Тянь-Шань, Памиро-Алай, северная часть Афганистана

Таким образом, *S. albertoregelia*, как оказалось, не является лишь уродливой формой, связанной с выпасом, но карликовой расой с ареалом в Кухистане и Центральном Гиссаре, заметно отличающейся от встречающегося там же *S. tragopogonoides*. Мы склонны вслед за Липшицем считать его самостоятельным видом.

Изученные экземпляры: Jorif in Karategin, an d. Südseite des Pakschif—Passes, 17 VIII 1881, A. Regel; Таджикистан, южный склон Гиссарского хребта, долина р. Майхура, в 10 км выше устья, гребень холма, юганник с *Ferula kokanica*, 2400 м над ур. м., 5 IX 1972, № 8830, Г. Кинзикаева; Таджикистан, южный склон Гиссарского хребта, Анзоб, участок крупнотравно полусаванного юганника, 20 VIII 1971, Калеткина; центральная часть горного Зеравшана, левый берег р. Сарытаг, 2450 м над ур. м., арчевник, 19 VIII 1948, Е. И. Короткова.

Внутривидовые таксоны

Scorzonera turkestanica Franch.

В 1883 г. A. Franchet из Западного Тянь-Шаня описал новый вид *S. turkestanica*. Типовой экземпляр этого вида хранится в Париже, изотип — в Ленинграде. Ареал его охватывает северную часть Памиро-Алая, Тянь-Шаня, а также Сырдарьинский Каратау.

При просмотре гербарного материала по роду *Scorzonera* L., хранящегося в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) и Института ботаники АН УзССР (TASCH) и определенного как *S. turkestanica*, оказалось, что образцы, собранные на Киргизском (ранее Александровском), Таласском и Сандалашском хребтах, довольно хорошо отличаются от типичных образцов этого вида следующими признаками: высота растения меньшая — 20—35 см (а не 30—50 см), прикорневые и стеблевые листья более узкие, линейные, 1—2 (3) мм шир. (а не более широкие, 4—10 мм шир.), стебель 2—3 мм (а не до 5 мм) в диам.

Следует отметить, что по одному экземпляру, собранному на Сусамырском хребте, Винклер уже наметил ранее (но не описал) var. *angustifolia* C. Winkl. Учитывая перечисленные выше отличительные признаки, мы сочли целесообразным выделить растения из указанных хребтов как особый подвид. Ниже приводим его описание.

Scorzonera turkestanica Franch. subsp. susamyrica Tagaev subsp. nov. — Planta puberula, erecta, 20—35 cm alta. Caules tenues, 2—3 mm in diam. Folia radicalia et caulina linearia, 1—2(3) mm lata, indistincte nervosa, acumine subulato. Calathidia anguste cylindrica. Flores flavi, in sicco rubescentes.

Typus: Tian-Schan Centralis, in fluxu superiore fl. Susamyr, Daut—Sai, ad declive austro-orientale schistosum, 4 VIII 1974, N 870, M. M. Nabiev, M. G. Pachomova, R. Kazakbaev (TASCH).

Affinitas. A *S. turkestanica* subsp. *turkestanica* statura numiliore, caulibus tenuibus, foliis linearibus indistincte nervosis distinguitur.

Distributio. Tian—Schan (juga Kirghizicum, Thalassicum, Sandalaschense, Susamyricum).

Растение слегка опушенное, прямостоячее, 20—35 см выс. Стебли тонкие, 2—3 мм в диам. Прикорневые и стеблевые листья линейные, 1—2(3) мм шир., с неясными жилками и шиловидным остроконечием. Корзинки узкоцилиндрические. Цветки желтые, при сушке краснеющие.

Тип: Центральный Тянь-Шань, верховья р. Сусамыр, Даут-Сай, юго-восточный щебнистый склон, 4 VIII 1974, № 870, М. М. Набиев, М. Г. Пахомова, Р. Казакбаев (TASCH).

Родство. От *S. turkestanica* subsp. *turkestanica* отличается низким ростом, тонкими стеблями, линейными листьями с неясным жилкованием.

Распространение. Тянь-Шань (хребты Киргизский, Таласский, Сандалашский, Сусамырский).

Scorzonera crassifolia Krasch. et Lipsch.

В 1935 г. И. М. Крашенинников и С. Ю. Липшиц описали вид *S. crassifolia* из Ферганской долины. На этикетках типа этого вида значится: «Ферганская область, Кокандский уезд, овраг среди конгломератовых холмов (адыров), у поворота дороги из с. Исфары в ур. Шураб, 9 V 1913, № 294, З. Минквиц (в плодах)». Описывая *S. crassifolia*, авторы сравнивали свой вид с *S. ovata* Trautv., описанным Э. Р. Траутфеттером (Trautvetter, 1872) из района г. Красноводска. По описанию первый вид отличается от второго низким ростом (8—12 см выс.), более мясистыми, туповатыми, по краю плоскими листьями и меньшим (3—4) числом корзинок. Остальные признаки обоих видов почти идентичны. Следует отметить, что с территории Туркмении (район пос. Гяурс) была выделена разновидность *S. ovata* var. *major* Bornm. et Sint. Она характеризуется высотой стебля до 35 см, длинными цветоносами (15—25 см дл.), крупными корзинками (3—3.5 см дл. и 12—15 мм шир.), и несомненно относится к подвиду *S. ovata* subsp. *ovata*.

Ковалевская (1962) отнесла *S. crassifolia* в синонимы *S. ovata*. В 1964 г. Липшиц во «Флоре СССР» (т. 29) подтвердил свое первоначальное мнение.

Е. В. Никитина (1965) во «Флоре Киргизии» для территории Киргизской ССР приводит две вариации: *S. ovata* var. *crassifolia* (Krasch. et Lipsch.) E. Nikit. и *S. ovata* var. *major* Bornm. et Sint. Первая указывается для Ферганского хребта (Майли-Сай, Джидде-Сай), а вторая — для Чаткальского хребта (близ оз. Сары-Челек).

Мы исследовали гербарные материалы, хранящиеся в Гербариях БИНа АН СССР, Ташкентского государственного университета, Института ботаники АН УзССР под названиями *S. ovata* и *S. crassifolia*, а также личные сборы из классического местонахождения.

Результаты изучения показали, что *S. crassifolia* не может быть выделен в качестве самостоятельного вида, так как вышеприведенные признаки не являются устойчивыми и характерными только для данного вида, однако нужно заметить, что *S. crassifolia* довольно хорошо отличается от *S. ovata* прикорне-

выми листьями яйцевидной фор ı округлой верхушкой, довольно резко суженным к черешку основанием и плоскими краями.

На основании этих признаков мы сохраняем *S. crassifolia* в качестве подвида.

S. ovata Trautv. subsp. crassifolia (Krasch. et Lipsch.) Tagaev comb. nov. — *S. crassifolia* Krasch. et Lipsch. 1935, в; Липшиц, Фрагм. моногр. рода *Scorzonera*, 1 : 60. — *S. ovata* subsp. *crassifolia* Krasch. et Lipsch. in herb.; Липшиц, 1964, Фл. СССР, 29 : 95, pro syn. — *S. ovata* var. *crassifolia* (Krasch. et Lipsch.) E. Nikit. 1965, Фл. Кирг. 11: 431, comb. invalid.

Распространение. Тянь-Шань (отроги Чаткальского и Ферганского хребтов), Памиро-Алай (Ферганский Каратау).

Новые местонахождения видов рода *Scorzonera* в Средней Азии

В 1934 г. Крашенинников и Липшиц описали новый вид *S. circumflexa* Krasch. et Lipsch. из Ферганской долины (предгорья Алайского хребта).

В 1960 г. Липшиц в обработке рода *Scorzonera* L. во «Флоре Туркмении» приводит этот вид под сомнением только в ключе, поскольку гербарных экземпляров с территории Туркмении у него не было. В дальнейших работах, в частности во «Флоре СССР» (1964), он не указывает этот вид для Туркмении, но приводит его для северной части Афганистана. В 1977 г. K. Rechinger во «Flora Iranica» также указывает его для территории Афганистана.

За время экспедиционных поездок по различным районам Средней Азии мы собрали довольно богатый материал, в котором имеется также *S. circumflexa* с территории Туркмении.

S. circumflexa близок к широко распространенному на территории Туркмении *S. litwinowii* Krasch. et Lipsch., но отличается от него по ряду признаков, а именно: широколанцетными листьями 10—20 (25) мм шир., волнисто-курчавыми краями, меньшим цветоносом, а также габитусом.

Местонахождения: Туркменская ССР, правобережье Амударьи, пески Каракумы между Амударьей и Таллимарджаном, 15 IV 1983, № 174, Тагаев (LE); Туркмения, пестроцветные низкогорья правобережья р. Кугитангдарьи в 10 км западнее пос. Карлюк, 23 IV 1983, № 845, он же (LE).

При просмотре гербарного материала, хранящегося в Гербарии Института ботаники АН УзССР, мы обнаружили новый для флоры Узбекистана вид *S. franchetii* Lipsch. Этот вид ранее считался эндемичным для Сырдарьинского Каратау (южный Казахстан). В Узбекистане в долине р. Пскем он был собран в посевах и, возможно, представляет результат недавнего заноса.

Приводим данные этикетки: Западный Тянь-Шань, долина р. Пскем, Таран-совхоз, тарановые поля, 22 VII 1959, А. Я. Бутков, З. А. Майлун, Б. Н. Ниязов (TASCH).

ЛИТЕРАТУРА

Ковалевская С. С. Род *Scorzonera* L. — В кн.: Флора Узбекистана. Т. 6. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1962, с. 434—446. — *Липшиц С. Ю. Scorzonerae asiaticae* novae. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1933, т. 42, вып. 2, с. 154—161. — *Липшиц С. Ю.* Фрагменты к монографии рода *Scorzonera*. Ч. 1. М.: ОНТИ. Главная редакция химической литературы, 1935. 163 с. — *Липшиц С. Ю.* Фрагменты к монографии рода *Scorzonera*. Ч. 2. М.: ОНТИ. Главная редакция химической литературы, 1939. 167 с. — *Липшиц С. Ю.* Род *Scorzonera* L. — В кн.: Флора Туркмении. Т. 7. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1960, с. 300—309. — *Липшиц С. Ю.* Род *Scorzonera* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 29. М.; Л.: Наука, 1964, с. 27—111. — *Липшиц С. Ю., Крашенинников И. М.* К познанию *Scorzonera tuberosa* Pall. s. lat. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1934, т. 43, вып. 1, с. 132—158. — *Никитина Е. В.* Род *Scorzonera* L. — В кн.: Флора Киргизии. Т. 11. Фрунзе: Илим, 1965, с. 417—432. — *Franchet A.* Plantes du Turkestan. — An. Sci. Nat. (Paris), 1883, sér. 6, Bot., № 16, p. 332—334. — *Rechinger K. H. Scorzonera* L. — In: Flora Iranica, N 122. Graz: Akad. Druck- u. Verlagsanstalt, 1977, S. 16—79. — *Trautvetter E.* Plantae a capit. Maloma annis 1870 et 1871 in Turcomania collectae. — Тр. Петерб. бот. сада, 1872, т. 1, № 2, с. 269—282. — *Winkler C.* Decas octava Compasitarum novarum Turkestaniae nec non Bucharae incolarum. — Тр. Петерб. бот. сада, 1890, т. 11, № 9, с. 317—326.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 XI 1984.

УДК 634.0.165.5 : 582.632.1 : 571.66 Бот. журн., т. 70, № 8

М. А. Шемберг

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ И ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ *BETULA KAMTSCHATICA* (*BETULACEAE*)

M. A. SHEMBERG. VARIABILITY IN MORPHOLOGICAL CHARACTERS AND TAXONOMIC POSITION OF *BETULA KAMTSCHATICA* (*BETULACEAE*)

Приведены результаты изучения изменчивости морфологических признаков *Betula kamtschatica* и структура ее популяций. На этой основе показано, что таксономический ранг *B. kamtschatica* не соответствует видовому и ее следует рассматривать в качестве подвида *B. pendula*.

Береза камчатская *Betula kamtschatica* (Regel) Jansson. ex V. Vassil. в качестве самостоятельного вида была описана в 1968 г. В. Н. Васильевым. Он привел подробное описание нового вида. Ранее во всех таксономических обработках рода *Betula* L. данный вид признавался только как внутривидовая единица.

Синонимика березы камчатской следующая: *B. kamtschatica* (Regel) Jahnss. ex V. Vassil. 1968, Новости сист. высш. раст. 1968 : 76; Jansson, 1962, Acta Horti Gotoburg. 25 : 130, nom. invalid. — *B. alba* L. subsp. *latifolia* (Tausch) Regel var. *kamtschatica* Regel, 1865, Bull. Soc. Nat. Moscou, 38, 2 : 399. — *B. platyphylla* Sukacz. var. *kamtschatica* (Regel) Hara, 1937, Journ. Jap. Bot. 13 : 383; Rehder, 1939, Journ. Arnold Arb. 20 : 411. — *B. manshurica* (Regel) Nakai var. *kamtschatica* (Regel) Rehd. 1938, op. cit. 19 : 73. — *B. alba* auct. non L.: Chamisso, 1831, Linnaea, 6 : 536. — *B. pubescens* auct. non Ehrh. : Ledeb. 1850, Fl. Ross. 3, 2 : 651, p. p. quoad pl. kamtsch. — *B. platyphylla* auct. non Sukacz.: Hultén, 1928, Fl. Kamtsch. 2 : 32. — *B. japonica* auct. fl. USSR, non Thunb. : Кузенева, 1936, Фл. СССР, 5 : 293.

Таким образом, таксономическое положение березы камчатской остается неясным: считать ли ее самостоятельным видом или внутривидовой единицей, либо вообще не придавать ей таксономического ранга, как это имеет место в последних обработках рода (Ворошилов, 1966; Скворцов и др., 1977, и др.).

В настоящей работе предпринята попытка оценить изменчивость морфологических, в том числе диагностических, признаков березы камчатской, показать структуру ее популяций, сравнить внутрипопуляционную изменчивость камчатского и других видов секции *Albae* Regel из Восточной Сибири и Дальнего Востока, а также определить степень их близости.

Береза камчатская занимает небольшие территории в центре полуострова (по среднему и верхнему течению р. Камчатки) и на его восточном побережье в Елизовском р-не. В связи с этим сборы и последующая их морфометрическая обработка проведены в елизовской (окрестности г. Елизово) и начикской (окрестности пос. Начики, верховья р. Камчатки) популяциях. В каждой из популяций отбирали примерно одновозрастный (40—60 лет) древостой, в пределах которого с тридцати и более деревьев собирали гербарий из средней части кроны дерева с ее южной экспозиции. Экземпляры гербария отбирали с таким расчетом, чтобы на каждом из них были удлиненные и укороченные побеги, а также не менее пяти женских сережек, измерявшихся сразу же в полевых условиях. Измерение листьев, покровных чешуй и плодов проводили в 5-кратной повторности. Таким образом, выборка любого признака в популяции составляла не менее 150 значений, а уровень значимости средних величин $P \leqslant 0.02$.

Для выяснения таксономического положения березы камчатской в системе секции *Albae* использовали материал по морфометрии популяций *B. mandshurica* (окрестности пос. Лазо Приморского края), *B. cajanderi* Sukacz. (левобережье р. Колымы, окрестности пос. Сибик-Тыэллах Магаданской обл.), *B. platyphylla* Sukacz. (окрестности г. Якутска) и *B. pendula* Roth (окрестности пос. Нижнеангарска Бурятской АССР).

Измеряли следующие признаки листьев: x_1 — число пар боковых жилок, x_2 — длина, x_3 — длина черешков, x_4 — величина верхних углов, x_5 — величина нижних углов; женских сережек: x_6 — длина, x_7 — толщина, x_8 — длина черешков, x_9 — длина покровных чешуй, x_{10} — длина боковых долей чешуй, x_{11} — ширина плодов (вместе с крыльями орешков), x_{12} — ширина орешков, x_{13} — длина орешков.

Результаты измерений обработаны общепринятыми методами биологической статистики (Рокицкий, 1973), для межвидовых сравнений белых берез применен графический метод (Jentys-Szaferowa, 1950; Махнев, Рождественский, 1973, и др.), а степень близости популяций определена посредством вычислений стандартизованного m-мерного евклидова расстояния по формуле (по Дж. Ту и Р. Гонсалесу, 1978)

$$E_{j,k}=\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{m}(x_{j,i}-x_{k,i})^2}{m}},$$

где $x_{j,i}$ — значение i-той переменной (i-того признака) на j-том объекте, $x_{k,i}$ — значения i-той переменной на k-том объекте.

Мы приняли, что различия между популяциями считаются существенными тогда, когда их мера сходства $E_{j,k} \geqslant 1$ (популяции следует относить к разным видам). Если $0.5 \leqslant E_{j,k} < 1$, различия менее существенны (популяции представляют разные подвиды одного вида), а при $0 \leqslant E_{j,k} < 0.5$ сходство популяций по морфологическим признакам считается наибольшим, т. е. различия между ними несущественны. Значения $E_{j,k}$ сведены в матрицу сходства (см. табл. 3), в которую, помимо расстояний между тремя популяциями белых берез, включены данные измерений сходства с видами берез из других секций: с березой каменной *B. ermanii* Cham. (одна из популяций — елизовская — расположена по соседству с елизовской популяцией березы камчатской, другая — колымская — находится в 5 км от колымской популяции березы Каяндера и относится к *B. ermanii* subsp. *lanata* (Regel) A. Skvorts. — Скворцов и др., 1977) и с березой растопыренной *B. divaricata* Ledeb. (окрестности пос. Тиличики Камчатской обл.). Популяции берез каменной и растопыренной являлись контролем для установления критерия существенности различия (в евклидовой метрике).

Изменчивость морфологических признаков березы камчатской (табл. 1) характеризуется низким, средним и очень редко высоким уровнями (по: Мамаев, 1972). Большинство из признаков в каждой популяции имеет средний уровень изменчивости, а наиболее стабильные среди них — число пар боковых жилок листьев, величина верхних и нижних углов (форма листьев), длина и ширина орешков. Эти признаки наряду с шириной плодов (x_{11}) используются в качестве диагностических при характеристике вида (Васильев, 1968). Значения амплитуды изменчивости признаков незначительно увеличиваются в елизовской популяции, что определяется, по-видимому, условиями местопроизрастания последней.

Данные измерений диагностических признаков согласуются с мнением В. Н. Васильева, приведенным в цитированной выше работе, относительно формы листьев и ширины плодов *B. kamtschatica*. В то же время число боковых жилок у березы камчатской больше, а листья длиннее, чем это приведено в диагнозе (соответственно 4—6 и 3.7 см). По-видимому, гербарные сборы, которыми располагал Васильев, либо немногочисленные, либо не являются характерными для березы того района, а параметры орешков, особенно их длина, явно завышены. Так, измерив длину почти 500 орешков у 90 деревьев, мы не обнаружили ни одного, величина которого составила бы 3 мм, т. е. соответствовала бы диагнозу.

Сравнивая значения морфометрических признаков елизовской и начикской популяций, легко заметить, что на восточном побережье оказываются бóльшими длина листьев и их черешков, число пар боковых жилок, все размеры женских сережек, покровных чешуй, а также ширина плодов. Также к востоку наблюдается увеличение изменчивости этих признаков. Одна из главных причин воз-

ТАБЛИЦА 1

Изменчивость морфологических признаков *Betula kamtschatica* и структура ее популяций

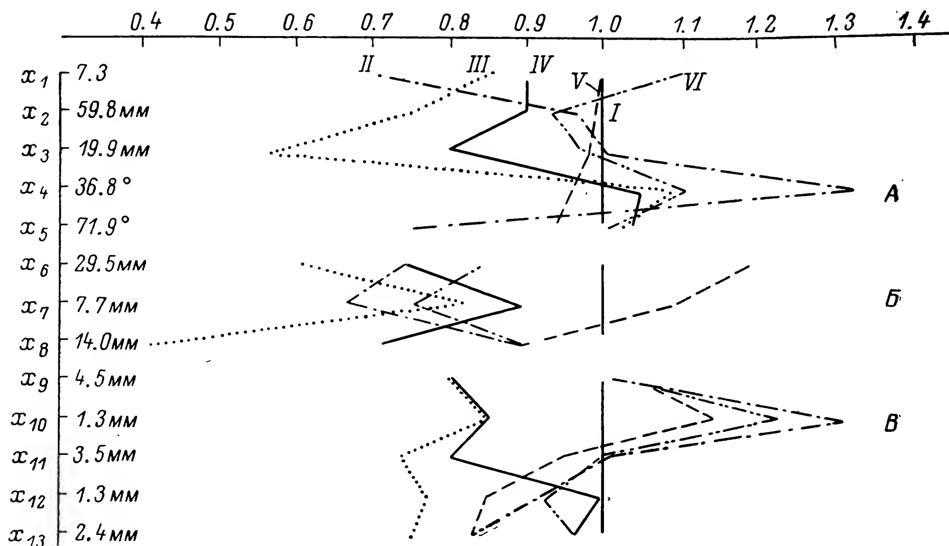
Признак	Елизовская популяция			Начикская популяция		
	$\bar{x}/m_{\bar{x}}$	lim / C, %	$\bar{x}\pm1\sigma$ / $\bar{x}\pm2\sigma$	$\bar{x}/m_{\bar{x}}$	lim / C, %	$\bar{x}\pm1\sigma$ / $\bar{x}\pm2\sigma$
x_1	7.3	5—9	6.6—8.0	6.6	5—8	6.0—7.2
	0.119	8.91	6.0—8.6	0.101	8.43	6.5—7.7
x_2	59.8	46.2—80.2	52.4—67.2	53.8	45.0—68.0	47.7—59.9
	1.346	12.33	46.2—74.6	1.104	11.24	45.0—66.0
x_3	19.9	16.0—25.4	17.3—22.5	15.7	11.9—19.2	13.7—17.7
	0.465	12.80	16.0—25.1	0.368	12.90	11.8—19.2
x_4	36.8	29.6—43.2	33.6—40.0	38.6	34.8—42.4	36.4—40.8
	0.581	8.67	30.4—43.2	0.410	5.82	43.8—42.4
x_5	71.9	56.4—87.4	63.1—80.5	74.6	57.4—85.4	67.8—81.4
	1.575	12.01	56.4—87.4	1.237	9.08	61.0—85.4
x_6	29.5	18—38	24.8—34.2	21.8	13—30	16.9—26.7
	0.856	15.89	20.1—38.0	0.899	22.61	13.0—30.0
x_7	7.7	5—10	6.4—9.0	6.9	6—8	6.2—7.6
	0.246	17.28	5.1—10.3	0.140	11.13	6.0—8.0
x_8	14.0	8—19	11.4—16.6	10.0	8—13	8.5—11.5
	0.473	18.53	8.8—19.0	0.276	15.11	8.0—13.0
x_9	4.5	3.6—5.7	3.9—5.1	3.6	2.9—4.6	3.2—4.0
	0.102	12.42	3.6—5.7	0.078	11.96	2.9—4.4
x_{10}	1.3	0.9—1.9	1.0—1.6	1.1	0.9—1.3	1.0—1.3
	0.049	20.93	0.9—1.9	0.021	11.12	0.9—1.3
x_{11}	3.5	2.6—4.4	3.0—4.0	2.8	2.2—3.2	2.5—3.1
	0.095	15.13	2.6—4.4	0.053	10.53	2.2—3.2
x_{12}	1.3	1.1—1.7	1.2—1.4	1.3	1.0—1.8	1.2—1.4
	0.025	10.54	1.1—1.5	0.026	11.58	1.1—1.5
k_{13}	2.4	1.8—2.9	2.1—2.7	2.3	1.7—2.8	2.1—2.5
	0.055	12.84	1.8—2.9	0.040	9.44	1.9—2.7

Примечание. Здесь и в табл. 2: $\bar{x}$ — среднее значение признака, $m_{\bar{x}}$ — ошибка среднего, lim — предельные значения признака в популяции, C, % — коэффициент вариации, σ — стандартное отклонение от среднего.

растания изменчивости, на наш взгляд, связана с уменьшением континентальности климата на побережье.

Как известно, Иг. В. Васильев (1961) относит березу камчатскую в качестве разновидности *B. tauschii* var. *kamtschatica* к описанной им ser. *Microlepides* Ig. Vassil. Согласно диагнозу, у представителей этого ряда женские сережки 2—3 см дл. и 5—8 мм толщ., плодовые чешуи 3—5 мм дл. и плоды 3—4 мм шир. У видов ser. *Verrucosae* Sukacz. эти признаки имеют бо́льшие величины, причем указанная в диагнозе ряда толщина сережек колеблется в пределах 8—12 мм, что для белых берез на свежесобранных образцах мы не наблюдали вообще. Анализ структуры популяций *B. kamtschatica* по данным морфометрии позволяет заключить, что более 70 % особей в каждой из них имеют мелкие чешуи и плоды, т. е. их параметры хорошо соответствуют диагнозу ser. *Microlepides*. Доля особей в популяциях, значения признаков которых подходят под диагноз ser. *Verrucosae*, не превышает 10 %.

Сравнение популяций секции *Albae* (см. рисунок) показало заметные различия по средним значениям целого ряда признаков. Однако если учесть, что пределы варьирования каждого признака разных видов перекрываются, то ста-



Графическое сравнение популяций белых берез Восточной Сибири и Дальнего Востока по признакам листьев (*А*), женских сережек (*Б*), плодовых чешуй и плодов (*В*).

I — елизовская популяция (сравнительная единица), *B. kamtschatica*; *II* — северобайкальская — *B. pendula*; *III* — якутская — *B. platyphylla*; *IV* — начикская — *B. kamtschatica*; *V* — лазовская — *B. mandschurica*; *VI* — колымская — *B. cajanderi*. *По оси абсцисс* — градации колебания величины признаков относительно величины данного признака в елизовской популяции (градация 1.0); *по оси ординат* — признаки и их значения для сравнительной единицы.

новятся понятными трудность и чаще всего невозможность определения до вида берез этой секции.

Изменчивость признаков видов находится, во-первых, на тех же уровнях, что и у *B. kamtschatica*, и, во-вторых, наиболее стабильными и вариабельными оказываются одни и те же группы признаков (табл. 2). Следует отметить еще одну особенность в изменении признаков в зависимости от географического местоположения сборов. По мере смягчения климата с уменьшением его континентальности размеры многих показателей увеличиваются. Эта тенденция более наглядно проявляется при продвижении к востоку материка. Таким образом, можно говорить о клинальности в изменчивости морфометрических признаков белых берез Восточной Сибири и Дальнего Востока.

Степень близости (табл. 3) популяций белых берез, представляющих три разных вида, двух популяций березы каменной и популяции березы растопыренной позволяет заключить, что виды, относимые к разным секциям рода, по комплексу признаков x_1—x_{13} имеют между собой существенные различия ($E_{j,k} \geqslant 1$). Наибольшее ($E_{j,k} \leqslant 0.5$) сходство отмечено между колымской и северобайкальской популяциями белых берез, тогда как сходство ($E_{j,k}$) начикской популяции с ними превышает 0.5. В том же интервале значений ($0.5 \leqslant E_{j,k} < 1$) находится показатель сходства елизовской и колымской популяций березы каменной *B. ermanii*. Интересно, что по признакам x_1—x_{13} северокамчатская популяция *B. divaricata* более близка к популяциям белых берез, чем к популяциям березы каменной. Это обстоятельство наводит на мысль о большей филогенетической близости *B. divaricata* к березам из секции *Albae*, чем к секции *Costatae* Regel.

В последней обработке берез (Скворцов и др., 1977) *B. lanata* (Regel) V. Vassil. была низведена в ранг подвида *B. ermanii*. Специальное исследование систематики березы каменной, проведенное нами, подтвердило справедливость такого заключения. Мы установили, что мера сходства (в евклидовой метрике) 26 популяций березы каменной из разных частей ее ареала также находится в интервале значений $0.5 \leqslant E_{j,k} < 1$. Если принять этот уровень сходства в качестве подвидового, то в таком случае камчатскую белую березу *B. kamtschatica* следует рассматривать как подвид *B. pendula* subsp. *kamtschatica* (Regel)

ТАБЛИЦА 2

Изменчивость морфологических признаков видов секции *Albae* рода *Betula* Восточной Сибири и Дальнего Востока

Признак	*B. mandshurica*		*B. cajanderi*		*B. platyphylla*		*B. pendula*	
	$\bar{x}/m_{\bar{x}}$	lim / C, %	$\bar{x}/m_{\bar{x}}$	lim / C, %	$\bar{x}/m_{\bar{x}}$	lim / C, %	$\bar{x}/m_{\bar{x}}$	lim / C, %
x_1	7.3 / 0.061	6.0—8.0 / 4.62	7.9 / 0.127	7.0—10.0 / 8.83	6.2 / 0.046	5.0—7.0 / 4.09	5.1 / 0.091	4.0—6.0 / 9.72
x_2	59.3 / 1.414	45.2—78.6 / 13.06	55.6 / 1.213	45.6—72.4 / 11.75	44.6 / 0.888	36.2—55.4 / 10.92	58.2 / 1.286	49.0—77.0 / 12.10
x_3	19.6 / 0.573	13.8—27.4 / 15.98	19.4 / 0.474	11.4—23.2 / 13.41	11.3 / 0.420	6.4—15.2 / 20.32	19.9 / 0.653	13.0—28.0 / 17.35
x_4	35.5 / 0.476	31.2—41.9 / 7.35	40.8 / 0.367	29.4—51.2 / 10.47	39.7 / 0.780	30.2—47.6 / 10.77	49.4 / 0.785	44.0—58.0 / 8.70
x_5	67.5 / 1.210	51.6—78.0 / 9.83	72.3 / 2.003	50.0—102.0 / 15.19	74.2 / 2.136	50.0—90.8 / 15.77	53.3 / 0.598	48.0—60.0 / 6.15
x_6	34.8 / 0.638	28—44 / 10.07	24.9 / 0.909	12—35 / 19.97	18.1 / 0.410	14—25 / 12.45	21.9 / 0.584	15—27 / 14.61
x_7	8.4 / 0.180	7—10 / 11.74	5.8 / 0.152	5—8 / 14.36	6.3 / 0.183	5—8 / 15.93	5.1 / 0.062	5—6 / 6.62
x_8	12.5 / 0.311	9—16 / 13.70	12.3 / 0.411	8—17 / 18.32	5.8 / 0.254	3—8 / 23.87	12.5 / 0.277	10—16 / 12.21
x_9	4.7 / 0.103	3.5—6.2 / 12.12	4.7 / 0.089	3.4—5.4 / 10.35	3.6 / 0.077	2.9—4.6 / 12.25	4.6 / 0.072	4.1—5.7 / 8.54
x_{10}	1.5 / 0.053	1.1—2.2 / 19.57	1.6 / 0.041	1.3—2.2 / 14.45	1.1 / 0.021	0.9—1.3 / 10.69	1.7 / 0.030	1.4—2.3 / 10.12
x_{11}	3.3 / 0.080	2.2—4.1 / 13.63	3.5 / 0.087	2.8—4.4 / 13.93	2.6 / 0.077	1.9—3.4 / 16.26	3.5 / 0.067	2.8—4.1 / 10.64
x_{12}	1.1 / 0.029	0.8—1.5 / 14.35	1.2 / 0.023	1.1—1.4 / 10.68	1.0 / 0.016	0.8—1.2 / 9.11	1.2 / 0.022	1.0—1.6 / 10.12
x_{13}	2.0 / 0.042	1.5—2.6 / 11.55	2.3 / 0.038	1.9—2.8 / 9.04	1.8 / 0.045	1.3—2.2 / 13.89	2.0 / 0.048	1.5—2.6 / 13.48

ТАБЛИЦА 3

Сходство отдельных популяций берез Восточной Сибири и Дальнего Востока *

Белые березы						
Северобайкальская	0.0000					
Колымская	0.3049	0.0000				
Начикская	0.6529	0.5300	0.0000			
Береза каменная						
Елизовская	1.2060	1.0777	1.1720	0.0000		
Колымская	1.2675	1.1717	1.2574	0.6629	0.0000	
Береза растопыренная						
Северокамчатская	1.0766	1.1436	1.0971	1.5987	1.4583	0.0000

* В качестве меры сходства использовано евклидово расстояние.

M. Shemb. comb. nov. (*B. alba* subsp. *latifolia* var. *kamtschatica* Regel, 1865, Bull. Soc. Nat. Moscou, 38, 2 : 399).

Отсутствие заметного хиатуса в проявлении признаков, а также большое сходство и хорошо выраженная клинальность в особенностях их варьирования у видов секции *Albae* Восточной Сибири и Дальнего Востока ставят под сомнение реальность видовой самостоятельности ряда видов региона. Исследование высокого полиморфизма берез, отмечавшегося еще В. Н. Сукачевым (1914), позволит не только более надежно решать вопросы их таксономии, но и уста-

новить причины, в силу которых систематика этой группы остается предельно неясной. Последнее, на наш взгляд, объясняется тем, что до сих пор нередки попытки определять таксономические отношения между видами на небольшом, несистематизированном, собранном в разное время и в малом числе экземпляров гербарном материале, чаще всего без изучения в природе.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев В. Н. Что такое *Betula japonica* в смысле Зибольда? — Нов. сист. высш. раст., 1968, т. 5, с. 73—81. — *Васильев Иг. В.* К систематике и географии березы. — Бот. материалы (Ленинград), 1961, т. 21, с. 93—103. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с. — *Мамаев С. А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 284 с. — *Махнев А. К.*, *Рождественский Ю. Ф.* О внутривидовой изменчивости и систематике видов рода *Betula* L. Ляпинского Урала. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 8, с. 1107—1117. — *Рокицкий П. Ф.* Биологическая статистика. Минск: Вышэйшая школа, 1973. 320 с. — *Скворцов А. К.*, *Огуреева Г. Н.*, *Связева О. А.*, *Соколов С. Я.*, Род *Betula* L.— Береза. — В кн.: Ареалы деревьев и кустарников СССР. Ч. 1. Л.: Наука, 1977, с. 89—100. — *Сукачев В. Н.* О *Betula pubescens* Ehrh. и близких к ней видах в Сибири.— Изв. Акад. наук, 1914, т. 8, № 3, с. 219—236. — *Ту Дж.*, *Гонсалес Р.* Принципы распознавания образов. М.: Мир, 1978. 411 с. — *Jentys-Szaferowa J.* Analysis of the collective species *Betula alba* L. on the basis of leave measurements, part III. — Bul. Acad. Polon. Sci. Let., Ser. B, 1950, N 1—3, p. 1—40.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 21 VI 1983.

УДК 582.547.2 (470.45) Бот. журн., т. 70, № 8

Е. В. Печенюк

О ЦВЕТЕНИИ РЯСКОВЫХ (*LEMNACEAE*) В ХОПЕРСКОМ ГОСУДАРСТВЕННОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

E. V. PECHENIUK ON THE FLOWERING OF THE *LEMNACEAE* AT THE KHOPERSK STATE RESERVE

Впервые сообщаются сведения о цветении и плодоношении трех видов ряски — *Lemna trisulca*, *L. minor*, *L. gibba* — и многокоренника обыкновенного *Spirodela polyrhiza* в пойменных водоемах р. Хопер в пределах Хоперского государственного заповедника. Приводится анализ экологических условий, в которых наблюдали цветение рясковых.

Цветение рясковых до недавнего времени считалось крайне редким явлением (Воронихин, 1953; Матвеев, 1963; Цвелев, Бобров, 1966), хотя предположение о частом, но пропускаемом цветении рясковых было высказано давно (Шпор, 1915, цит. по: Жуковский, 1948); в семидесятые-восьмидесятые годы появилось несколько публикаций, свидетельствующих о верности последнего мнения (Лукина, 1977; Матвеев, 1977; Кузнецов, Заиченко, 1979; Чорна, 1979; Леонова, 1982).

В Хоперском государственном заповеднике встречаются три вида рода ряска — *Lemna trisulca*, *L. minor*, *L. gibba*, а также многокоренник обыкновенный *Spirodela polyrhiza* и вольфия бескорневая *Wolffia arrhiza*. Многокоренник обыкновенный, ряска малая и ряска тройчатая являются самыми обычными видами в озерах заповедника, ряска горбатая и вольфия бескорневая встречаются значительно реже. Ряски являются доминантами более чем половины водоемов, в большинстве других отмечены в незначительном количестве в защищенных от ветрового волнения местообитаниях. В некоторых озерах можно видеть только единичные особи того или иного вида ряски, несмотря на наличие условий, подходящих для их обитания.

В 1982 и 1983 гг. мы наблюдали цветение *Lemna trisulca*, *L. minor*, *L. gibba* и *Spirodela polyrhiza* в нескольких водоемах заповедника.

Lemna trisulca. 24 V 1982 цветущая ряска тройчатая была обнаружена в оз. Большое Щурячье. Этот водоем расположен в эрозионной котловине внедренного в пойму участка размытой террасы. Площадь озера 0.2 га, глубина — около 4 м, берега высокие, крутые, песчаные, дно также песчаное. В 1982 г. озеро не заливалось половодьем. Растительность в нем слабо развита и представлена узким, прерывистым поясом камыша озерного *Scirpus lacustris*, небольшими скоплениями водокраса лягушачьего *Hydrocharis morsus-ranae*, разреженными зарослями рдестов — *Potamogeton perfoliatus*, *P. compressus*, *P. crispus* и другими — и роголистника погруженного *Ceratophyllum demersum*. Вдоль берегов — пояс ряски тройчатой. Всплывшие для цветения участки заросли ряски тройчатой располагались двумя большими группами в узких оконечностях озера и представляли собой сплошной покров измененных для цветения листецов. 24 мая цветение было массовым. К этому времени сумма накопления положительных температур выше 5°, по данным метеостанции заповедника, составила 519°, средняя температура на поверхности воды в слое цветущих листецов ряски была 17.6, на глубине 30 см (у дна) — 16.2°. Массовое цветение продолжалось до начала июня; на него не повлияло передвижение отдельных групп ряски под действием ветра. В середине июня встречались только одиночные цветущие листецы. Плодоношение было умеренным, и к 6 июля плоды осыпались.

В оз. Садилка, примыкающем к размытому склону террасы, цветущую ряску тройчатую мы обнаружили 9 VI 1982. Площадь этого водоема 0.4 га, глубина — около 2 м, берега высокие, крутые, песчаные, дно также песчаное, частично заиленное. Озеро сильно заросшее макрофитами: кубышкой желтой *Nuphar lutea*, рдестом плавающим *Potamogeton natans*, погруженными рдестами *P. perfoliatus*, *P. compressus*, у берега небольшие заросли камыша озерного, ситняга болотного *Eleocharis palustris*, манника большого *Glyceria maxima* и других надводных видов. Ряска тройчатая встречается во всех сообществах как сопутствующий вид. В 1982 г. озеро в половодье не заливалось.

Скопления цветущих особей ряски тройчатой располагались возле берега в защищенных от ветра местах и в зарослях манника большого. В остальных сообществах ряска тройчатая находилась в вегетирующем состоянии. 5 июля в оз. Садилка были найдены единичные плоды ряски тройчатой. В то же время небольшое число цветущих листецов этого вида было обнаружено в расположенном недалеко от озера маленьком водоеме, по типу зарастания сходном с оз. Большое Щурячье. В конце июня—начале июля единичные цветущие листецы ряски тройчатой отмечены в затененном, закрытом рясками маленьком водоеме севернее оз. Большого Щурячьего и в мелководном, илистом, полностью заросшем оз. Терниха, где мы наблюдали одновременное цветение двух видов рясок (ряски тройчатой и ряски горбатой) и многокоренника обыкновенного. Оз. Терниха имеет площадь 0.9 га, растительность его состоит из поясов манника большого, стрелолиста стрелолистного *Sagittaria sagittifolia*, центральная часть занята многокоренниково-рясково-рдестовыми сообществами. Нигде, кроме оз. Большого Щурячьего, цветение ряски тройчатой не было массовым.

19 IV 1983 в притеррасном оз. Ульяновское, по типу зарастания сходном с оз. Садилка, но вчетверо превышающем последнее по площади, были обнаружены всплывшие на поверхность измененные перед цветением листецы ряски тройчатой; они были найдены на мелководьях в зарослях телореза обыкновенного *Stratiotes aloides*, камыша озерного, манника большого, между поясом надводных макрофитов и урезом воды. Температура на поверхности воды была 14.6, на глубине 20 см (у дна) — 13.8°. Накопление эффективных температур к моменту наблюдения составило 269°.

28 апреля цветущие листецы были отмечены в зарослях телореза обыкновенного (температура на поверхности воды 23.8°) и на других мелководных участках (температура поверхностного слоя воды 22°). Сумма эффективных температур к этому времени возросла до 392°. Массовое цветение продолжалось до середины мая, несмотря на похолодание в первых числах месяца, когда среднесуточная температура воздуха понижалась до 9, а температура воды — до 13.4 на поверхности и 13.1° у дна. Во второй половине мая начался спад цветения: массовые скопления цветущей ряски исчезли, на мелководьях встречались единич-

ные цветущие особи. Последние цветущие листецы найдены 2 июня. Массового плодоношения не было. Отмирающие отцветшие листецы ряски тройчатой можно было видеть возле берегов до 20 июня.

Озера Большое Щурячье и Садилка, где в 1982 г. мы наблюдали цветение ряски тройчатой, в 1983 г. заливались во время половодья, уровень воды по сравнению с меженным поднимался на 1.5—2 м.

В оз. Большое Щурячье до конца мая рясок на поверхности воды не было видно. 3 июня обнаружены у берегов небольшие скопления ряски тройчатой, в которых единичные листецы цвели. Температура на поверхности воды была 21.6, сумма эффективных температур составила 998°. Цветение отдельных листецов можно было наблюдать до 5 августа. Плоды завязались, но их было очень мало. Отмирающие листецы мы находили до середины августа.

В оз. Садилка измененные для цветения единичные листецы на затопленных прибрежьях и среди плавающей растительной ветоши встречались с 4 мая (температура поверхности воды 16°) по 3 июня, но только один листец 20 мая был найден цветущим.

В маленьком затененном водоеме 21 VII 1983 были обнаружены два цветущих листеца ряски тройчатой, в том же водоеме цвели ряска горбатая и ряска малая.

Lemna minor. 8 VII 1982 ряска малая цвела на освещенных участках в мелководном илистом ерике, заросшем манником большим. 23 VII 1982 ряска малая была собрана в сильно затененном затопленном ольшанике возле оз. Ольхового, перенесена в помещение на солнечное окно, где 28 июля зацвела. В 1983 г. мы наблюдали за цветением ряски малой в маленьком водоеме площадью 0.03 га, расположенном у края террасы и затененном высокими берегами и лесом. Особи этого вида были собраны 4 мая, перенесены в помещение, где зацвели 13 мая. В водоеме цветущие листецы были найдены 16 мая. Температура на поверхности воды была 23.6, накопление температур выше 5° к этому времени достигло 633°. 2 июня была обнаружена ряска с плодом. На 100 см^2 отмечено от 3 до 53 цветущих листецов. Ряска цвела как на освещенных местах, так и в тени, температура на поверхности была от 18.9 до 24.2°. Цветущие экземпляры были найдены и на обсохшем грунте. Заметное цветение (массовым его назвать нельзя) продолжалось до 20 июня, до 11 августа мы находили единичные цветущие листецы. Массового плодоношения не было.

Lemna gibba. Ряска горбатая цвела в оз. Терниха с 5 VII по 20 VIII 1982. Цветение массовым не было. В 1983 г. единичные цветущие листецы этой ряски найдены 21 июля и 2 августа в маленьком водоеме. В оз. Терниха 17 VIII 1983 обнаружены единичные цветущие особи.

Spirodela polyrhiza. Цветущий многокоренник обыкновенный мы находили с 5 VII по 20 VIII 1982 в оз. Терниха. Цветущие экземпляры многокоренника обыкновенного встречались в центре водоема, где глубина достигала 1.1 м, но цветение интенсивнее проходило на мелководье, а в августе — на влажном грунте. Именно среди цветущего многокоренника обыкновенного были обнаружены цветущие листецы ряски горбатой и ряски тройчатой, о чем упоминалось выше. Плоды многокоренника обыкновенного завязались, но их было мало.

В оз. Гниленьком цветущий многокоренник обыкновенный мы встречали с 19 VII по 4 VIII 1982. В этом озере, по размерам одинаковом с оз. Терниха, с сильно заиленным дном и заросшим телорезом обыкновенным и многокоренником обыкновенным, многокоренник обыкновенный цвел в центре озера и возле берегов.

В третьей декаде июля 1982 г. был проведен осмотр 21 водоема, которые различались по морфометрии (площади и глубине), степени зарастания макрофитами и роли рясок и многокоренника обыкновенного в сложении растительного покрова. Из 16 водоемов, где рясковые доминируют, цветущий многокоренник обыкновенный найден в 5. Из 3 водоемов, где рясковые встречались у берегов и в зарослях надводных макрофитов, многокоренник обыкновенный цвел в одном. В двух водоемах, где присутствовали единичные листецы многокоренника обыкновенного, цветущие особи не обнаружены. Многокоренник обыкновенный цвел в основном на освещенных местах, хотя цветущие листецы встречались

и под восточными, освещаемыми только вечером берегами. Взятый из затененного участка в помещение многокоренник обыкновенный зацвел на освещенном окне.

2 VIII 1983 цветущие листецы многокоренника обыкновенного были найдены в оз. Гниленьком в поясе телореза обыкновенного, но их было крайне мало. В оз. Терниха отдельные цветущие листецы в центре водоема обнаружены 17 VIII 1983.

Наши наблюдения позволяют считать, что цветение рясковых — явление, скорее не замечаемое ботаниками, чем действительно редкое. Массовое цветение бывает не ежегодно, часто обнаружить цветущие особи можно только при тщательных специальных поисках. Следует согласиться с С. И. Ростовцевым (1905), что на цветение рясковых не влияют размер водоема и его глубина. Мы находили цветущие рясковые как в очень маленьких, так и в крупных водоемах, как на мелководьях у берега, так и в центре водоема на глубине более 1 м.

Не совсем понятна зависимость цветения от освещенности. По мнению Л. А. Кузнецова и О. Б. Заиченко (1979), ряска малая лучше цветет в условиях интенсивного освещения. Наши наблюдения показывают, что ряска малая может цвести в условиях большего затенения, чем многокоренник обыкновенный и ряска тройчатая.

Ветровое волнение может оказывать на цветение косвенное воздействие, изменяя температурный режим. При перемещении больших групп цветущей ряски тройчатой цветение не прекращалось. Время зацветания рясковых в Хоперском заповеднике в общем растянуто с апреля по июль. Раньше других видов рясковых — в апреле — зацветает ряска тройчатая. По опубликованным материалам из Новгородской обл. самая ранняя дата зацветания ряски тройчатой отмечена 24 мая (Иванова, 1970). Цветение рясковых в условиях Хоперского заповедника кончается в августе.

Цветение наблюдалось как при довольно высокой температуре поверхности воды (24°), так и при сравнительно низкой (13°), хотя в Средней Азии ряски цвели при более экстремальных температурах: 5—7 и 37—38° (Музафаров и др., 1968).

По-видимому, именно температурный режим определяет время зацветания рясковых. О положительном влиянии прогревания воды на интенсивность и длительность цветения ряски малой упоминалось в литературе (Кузнецов, Заиченко, 1979). Сумму эффективных температур воздуха для изучения сезонного развития водных макрофитов, в частности, рясковых, использовать нельзя, потому что температура воды конкретного озера определяется не только температурой воздуха, но и объемом воды, который зависит от морфометрии водоема и режима затопления полыми водами. Температурный режим одного и того же озера в различные годы изменяется в зависимости от степени заливания половодьем, что отражается на сезонном развитии растений. Это подтверждают наши наблюдения за цветением ряски тройчатой в оз. Большом Щурячьем. В 1983 г., когда объем воды в озере увеличился за счет затопления половодьем, ряска зацвела позже и цветение ее не было массовым в отличие от цветения в 1982 г. Следует учесть, что весна и начало лета 1983 г. были теплее (сумма эффективных температур на 1 мая — 452, на 1 июня — 961°), чем весна 1982 г. (сумма эффективных температур на 1 мая — 233, на 1 июня — 647°).

В зарослях прибрежных растений и на мелководьях, отделенных надводными растениями от основных глубоководных плесов, температура воды, по нашим наблюдениям, в среднем на 3° выше, чем на мелководьях, подверженных ветровому волнению. Именно наличие убежищ с благоприятными микроклиматическими условиями позволяет отдельным особям рясок цвести даже в сравнительно неблагоприятные для цветения годы.

ЛИТЕРАТУРА

Воронихин Н. Н. Растительный мир континентальных водоемов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 410 с. — *Жуковский А. Б.* Биология цветения ряски. — Учен. зап. Молотов. пед. ин-та, 1948, с. 57—60. — *Иванова И. Е.* Некоторые особенности цветения и опыления рясок (*Lemnaceae* S. Gray). — Бот. журн., 1970, т. 55, № 5, с. 649—659. — *Кузнецов Л. А., Заиченко О. Б.* Три вопроса о ряске малой (*Lemna minor* L.) — В кн.: Систематика, анатомия

и экология растений европейской части СССР. Сб. научн. тр., Л.: ЛГПИ им. А. И. Герцена, 1979, с. 18—34. — *Леонова Т. Г.* Семейство рясковые (*Lemnaceae*). — В кн.: Жизнь растений. Т. 6. М.: Просвещение, 1982, с. 493—500. — *Лукина Г. А.* Биология рясковых. — В кн.: I Всес. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям (тез. докл.). Борок: Изд-во ИБВВ АН СССР, 1977, с. 21—23. — *Матвеев В. И.* О цветении ряски *Lemna gibba* L. — Бот. журн., 1963, т. 48, № 2, с. 272. — *Матвеев В. И.* О цветении рясок (*Lemnaceae*) в водоемах Заволжья. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 10, с. 1498—1500. — *Музафаров В. М.*, *Абдиев М.*, *Таубаев Т. Т.* Биолого-экологические особенности ряски малой (*Lemna minor*) в водоемах Узбекистана. — Узб. биол. журн., 1968, № 6, с. 38—41. — *Ростовцев С. И.* Биолого-морфологический очерк рясок. — Тр. С.-х. ин-та. Т. 11. М.; 1905. 108 с. — *Чорна Г. А.* Цвітіння *Lemna* L. у водоймах долини р. Сіверський Донець. — Укр. бот. журн., 1979, т. 36, № 4, с. 371—372. — *Цвелев Н. Н.*, *Бобров А. Е.* О некоторых более редких видах флоры Талыша. — Нов. сист. высш. раст., 1966, с. 297—301.

Хоперский государственный
заповедник.

Получено 24 II 1984.

УДК 582.734 : (576.3+005) (57)

Бот. журн., т. 70, № 8

П. Г. Жукова, В. В. Петровский

ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *POTENTILLA* (*ROSACEAE*) ИЗ СЕВЕРНОЙ АЗИИ

P. G. ZHUKOVA, V. V. PETROVSKY. CYTOTAXONOMICAL STUDIES IN SOME SPECIES OF THE GENUS *POTENTILLA* (*ROSACEAE*) *FROM* NORTHERN ASIA

Излагаются результаты изучения чисел хромосом у 37 видов рода *Potentilla*. Впервые публикуются данные о числах хромосом у *P. anjuica* — 2n=42, *P. beringensis* — 2n=28, *P. borealis* — 2n=42, 56, *P. filipendula* — 2n=14, *P. gorodkovii* — 2n=28, 42, 49, 56, *P. pulviniformis* — 2n=42, 49, 56, *P. petrovskyi* — 2n=28, 56, *P. rubella* — 2n=28, 42, *P. tikhomirovii* — 2n=42, 49, *P. tomentulosa* — 2n=42, 70, *P. tschaunensis* — 2n=28, 56, *P. villosula* — 2n=28, *P. vulcanicola* — 2n=28.

Настоящее сообщение обобщает результаты изучения чисел хромосом у видов лапчатки, произрастающих на севере Азии. В течение ряда лет авторы публиковали данные о числах хромосом у отдельных видов рода *Potentilla* L., но до недавнего времени большое число образцов не было идентифицировано, что исключало возможность публикации многочисленных новых материалов. В связи с подготовкой очередного 9-го выпуска «Арктической флоры СССР» Б. А. Юрцев (1984) просмотрел и определил бо́льшую часть гербарных материалов по критическим и новым таксонам рода *Potentilla*, у которых нами были выявлены числа хромосом. Таким образом, представилась возможность подвести определенный итог в изучении чисел хромосом у лапчаток из арктических и субарктических районов Азии. Авторы пользуются случаем выразить свою признательность Б. А. Юрцеву и доктору И. Сояку из Праги за просмотр и идентификацию образцов лапчаток, относящихся к критическим и малоизученным таксонам.

В таблице приводятся данные о числах хромосом у 244 образцов, относящихся к 37 видам. В таблицу не включены результаты единичных определений хромосомных чисел у растений, для которых предполагается гибридное происхождение. Поскольку часть образцов в процессе критической обработки специалистами была переопределена, мы даем соответствующие ссылки на прежние определения и места их публикаций. Часть материалов ранее публиковалась без указания номеров образцов растений — в нынешнем сообщении эти растения приводятся с соответствующими номерами. Все образцы и цитологические препараты хранятся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР.

Не будучи специалистами в области систематики такого сложного рода как *Potentilla*, авторы сочли возможным опубликовать имеющиеся в их распоряжении материалы с тем, чтобы в обобщенном виде полученные данные могли привлечь внимание заинтересованных исследователей. С этой же целью ниже помещены краткие комментарии для некоторых видов.

Вид, номер образца		2n	Район сбора образца
Potentilla anachoretica Soják	75-120	14	Сев.-вост. Якутия, хр. Черского
	65-214	28	О. Врангеля, р. Мамонтовая
	С-70-991	28	» р. Хищников
	СГ-75-103	28	Сев.-вост. Якутия, р. Колыма
	75-149	28	То же, р. Индигирка
	67-40	28	Чукотское нагорье, р. Амгуэма
	77-282	28	Южн. Чукотка, хр. Пекульней
	СГ-80-003	28	То же
	СГ-74-666	28	Зап. Чукотка, р. Погынден
	76-94М	28	То же, р. Малый Кепервеем
	77-57Y	28	» » р. Милькера
	76-12М	28	» » р. Лёльвергыргын
	СГ-77-26	28	» » »
	С-77-1846	28	» » »
	С-77-1865	28	» » »
	СГ-83-22	28, 56	» » р. Сох
	СГ-83-29	28	» » »
	СГ-83-31	28	» » »
	76-13М	42	» » р. Лёльвергыргын
P. anadyrensis Juz.	77-316	14	Южн. Чукотка, хр. Пекульней
	77-409	14	То же, Усть-Бельские горы
P. anjuica Petrovsky	74-09Т	42	Зап. Чукотка, р. Погынден
	74-97Т	42	То же
	74-125Т	42	» » »
	78-69Y	42	» » р. Люпвеем
P. anserina L.	75-231	28	Сев.-вост. Якутия, пос. Усть-Нера
P. arenosa (Turcz.) Juz.	75-199	28	То же, р. Нера
	СГ-81-205	28	Южн. Чукотка, р. Танюрер
	СГ-77-27	28	Зап. Чукотка, р. Канеливеем
	СГ-77-30	28	То же, гора Раздельная
	СГ-80-227	28	» » оз. Илирней
	72-48Y	28	» » р. Медвежка
	73-71Y	28	» » р. Лёльвергыргын
	68-21К	42	» » р. Ергувеем
	СГ-68-718	42	» » о. Айон
	74-28Y	42	» » р. Погынден
	76-09М	42	» » р. Лёльвергыргын
	СГ-76-12	42	» » р. Малый Кепервеем
	С-76-1718	42	» » » »
	78-70Y	42	» » р. Люпвеем
	СГ-83-28	42	» » р. Сох
	СГ-83-32	42	» » »
	75-250	42	Сев.-вост. Якутия, пос. Усть-Нера
	СГ-75-104	49	То же, р. Колыма
	СГ-78-13	49	» » » »
	67-126К	49	Зап. Чукотка, гор. Певек
	70-208	49	О. Врангеля, р. Мамонтовая
	79-137	70	» р. Гусиная
	77-285	70	Южн. Чукотка, хр. Пекульней
P. asperrima Juz.	СГ-60-209	14	Сев.-вост. Якутия, р. Гевкан
P. beringensis Jurtz.	72-20	28	Вост. Чукотка, пос. Лаврентия
P. borealis Soják	СГ-81-204	42	Южн. Чукотка, пос. Утёсики
	74-26	42	Зап. Чукотка, р. Погынден
	74-27	42	То же
	СГ-77-24	56	» » р. Кытеп
P. biflora Willd. ex Schlecht.	69-67	14	О. Врангеля, р. Хищников
	67-171К	14	Вост. Чукотка, хр. Искатень
	70-30Pl	14	То же, оз. Аччён
	77-278	14	Южн. Чукотка, хр. Пекульней
P. crebridens Juz. subsp. *hemicryophila* Jurtz.	66-28	28	Зап. Чукотка, пос. Билибино
	67-123К	28	То же, р. Ергувеем
	73-65	28	» » оз. Илирней
	74-90Т	28	» » р. Погынден
	СГ-77-28	28	» » р. Канеливеем
	78-71Y	28	» » р. Люпвеем
	65-346	28	Чукотское нагорье, р. Куэквунь
	66-135	28	То же, р. Умкрыннет

Вид, номер образца		2n	Район сбора образца
P. crebridens Juz. subsp. *hemicryophila* Jurtz.	СГ-69-97	28	О. Врангеля, р. Хищников
	С-70-977	28	То же, »
	С-70-996	28	» » »
	65-171	28	» » бухта Сомнительная
	79-115	28	» » » »
	С-79-2025	28	» » » »
	70-163	28	» » р. Гусиная
	71-220	28	» » р. Неизвестная
	67-169К	28	Вост. Чукотка, хр. Искатень
	71-113Pl	28	То же »
	СГ-65-480	28	Колымское нагорье, пос. Карамкен
	77-219	28	Южн. Чукотка, хр. Пекульней
	77-274	28	То же
P. egedii Wormsk.	72-18Pl	28	Вост. Чукотка, пос. Лорино
	72-24Pl	28	То же »
	72-66	28	» » р. Гильмимливеем
	66-56	28	Зап. Чукотка, г. Певек
P. elegans Cham. et Schlecht.	65-10	14	То же
	66-166	14	Чукотское нагорье, р. Куэквунь
	67-134К	14	То же, пос. Иультин
	69-102	14	О. Врангеля, р. Хищников
	69-106	14	То же
P. filipendula Willd. ex Schlecht.	СГ-76-96	14	Бурятия, пос. Белозерск
P. fragiformis Willd. ex Schlecht.	С-64-123	42	Вост. Чукотка, Синявинские горячие ключи
	72-23	42	То же, пос. Лаврентия
	67-88	42	» » пос. Эгвекинот
	С-67-551	56	» » »
	С-63-18	56	» » пос. Лорино
	72-02Pl	56	» » »
	69-52Pl	56	» » о. Колючин
	70-180Y	56	» » бухта Пенкигней
	СГ-76-29Y	56	» » о. Аракамчечен
	СГ-72-726	56	Г. Магадан, окрестности
P. gorodkovii Jurtz.	70-160	28	О. Врангеля, р. Гусиная
	70-161	28	То же
	69-104	42	» » р. Хищников
	70-227	49	» » р. Мамонтовая
	79-97	49	» » бухта Сомнительная
	79-99	56	То же
	79-130	56	» » » »
	79-135a	56	» » р. Гусиная
	79-153	56	» » »
	79-157	56	» » »
P. hyparctica Malte	70-25	28	» » бухта Роджерс
	65-77	42	» » бухта Сомнительная
	65-103	42	» » гора Тундровая
	С-63-20	42	Вост. Чукотка, пос. Провидения
	70-04Pl	42	То же, пос. Нунлингран
	72-13	42	» » пос. Лаврентия
	СГ-76-36Y	42	» » о. Аракамчечен
	СГ-76-30Y	42	» » р. Гетлянен
	77-01Т	42	» » оз. Иони
	65-357	42	Чукотское нагорье, р. Куэквунь
	66-180	42	То же, пос. Полярный
	67-144К	42	» » пос. Иультин
	68-41	42	Анадырское нагорье, р. Комариная
	76-308Т	42	Зап. Чукотка, р. Раучуа — устье
P. hyparctica subsp. *nivicola* Jurtz. et Petrovsky	67-112К	28	То же, р. Ергувеем
	74-17Y	28	» » р. Погынден
	76-75	28	» » р. Лёльвергыргын
	71-96Т	28	Вост. Чукотка, пос. Эгвекинот
	72-275	28	То же, р. Чегитунь
	79-131a	28	О. Врангеля, р. Гусиная
	70-85	28	То же »
	77-264	28	Южн. Чукотка, хр. Пекульней
	СГ-74-53	28	Сев.-вост. Якутия, р. Шандрин
	67-152К	49	Чукотское нагорье, хр. Искатень

Вид, номер образца		2n	Район сбора образца
P. inquinans Turcz.	75-153	14	Сев.-вост. Якутия, Нерское нагорье
	СГ-69-470	14	То же, пос. Усть-Нера
P. jacutica Juz.	76-51К	28	» » » р. Индигирка
	СГ-72-64	28	Зап. Чукотка, р. Медвежка
	76-82	28	То же, р. Малый Кепервеем
	77-55Y	28	» » р. Милькера
	С-77-1841	28	» » р. Канеливеем
P. nivea L. subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz.	78-72Y	28	» » р. Люпвеем
	СГ-80-55	28	» » р. Рыбная
	СГ-80-208	28	» » р. Быстрянка
	СГ-80-212	28	» » »
	СГ-83-21	28	» » р. Сох
	СГ-83-30	28	» » р. Малый Пеледон
	77-258	42	Южн. Чукотка, хр. Пекульней
	77-253	56	То же »
	77-312	56	» » »
	77-313	56	» » »
	77-42	56	» » хр. Рарыткин
	79-131	56	О. Врангеля, бухта Сомнительная
	СГ-76-10	56	Зап. Чукотка, р. Тополёвка 1-я
	СГ-80-67	56	То же, р. Быстрянка
	СГ-80-210	56	» » оз. Тытыль
	СГ-83-15	56	» » оз. Друмлинное
	СГ-83-17	56	» » р. Сох
	78-60Y	70	» » р. Люпвеем
	75-29	70	Сев.-вост. Якутия, хр. Улахан-Тас
P. norvegica L.	СГ-73-18	56	То же, пос. Андрюшкино
P. nudicaulis Willd. ex Schlecht.	СГ-75-1554	28	» » » пос. Черский
	76-43К	28	» » » р. Индигирка
	75-114	28	» » » р. Иньяли
	72-65Y	28	Зап. Чукотка, р. Медвежка
	72-91Y	28	То же
	СГ-73-34	28	» » оз. Илирней
	С-80-2127	28	» » оз. Тытыль
P. petrovskyi Soják	СГ-83-27	28, 56	» » р. Сох
	СГ-83-18	56	» » »
	СГ-83-19	28, 56	» » »
	СГ-83-23	56	» » »
	СГ-83-24	56	» » »
	СГ-83-25	56	» » »
	СГ-83-26	56	» » »
P. pulchella R. Br.	65-154	28	О. Врангеля, гора Тундровая
	65-62	28	» бухта Сомнительная
	С-79-2026	28	» » »
P. pulviniformis Khokhr.	66-37	42	Зап. Чукотка, пос. Билибино
	72-40Y	42	То же
	79-117	49	О. Врангеля, бухта Сомнительная
	68-40	56	Анадырское нагорье, р. Комариная
P. rubella Th. Sörensen	77-18Y	28	Зап. Чукотка, р. Лёльвергыргын
	С-77-1847	28	То же
	С-77-1855	28	» » »
	СГ-80-234	42	» » оз. Тытыль
	С-80-2145	42	» » »
P. stipularis L.	СГ-64-263	28	» » пос. Бараниха
	74-65Т	28	» » р. Погынден
	77-22Y	28	» » р. Лёльвергыргын
	С-77-1848	28	» » »
	С-65-871	28	Таймыр, р. Тарея
	С-64-321	28	То же
	65-315	28	Чукотское нагорье, р. Куэквунь
	СГ-74-52	28	Сев.-вост. Якутия, р. Шандрин
	77-79	28	Южн. Чукотка, хр. Рарыткин
	76-08	70	Зап. Чукотка, р. Лёльвергыргын
P. stolonifera Lehm. ex Ledeb.	СГ-69-45	14	Камчатка, пос. Усть-Камчатск
P. subvahliana Jurtz.	67-106	28	Вост. Чукотка, р. Эргувеем
	72-277	28	То же р. Чегитунь
	СГ-76-28Y	28	» » о. Аракамчечен

Вид, номер образца		2n	Район сбора образца
P. subvahliana Jurtz.	66-175	28	Чукотское нагорье, пос. Полярный
	71-104T	28	То же, хр. Искатень
	70-35	28	О. Врангеля, бухта Роджерс
	70-159	28	» р. Гусиная
	70-178	28	» »
	70-184	28	» »
P. supina L.	75-220	28	Сев.-вост. Якутия, пос. Усть-Нера
P. tergemina Soják	75-149	28	То же, пос. Индигирский
	СГ-72-724	28	Г. Магадан, окрестности
P. tikhomirovii Jurtz.	68-96	42	Зап. Чукотка, о. Айон
	70-101T	49	Чукотское нагорье, р. Амгуэма
P. tomentulosa Jurtz.	65-298	42	То же, р. Куэквунь
	76-93	70	Зап. Чукотка, р. Малый Кепервеем
P. tschaunensis Juz. ex Jurtz.	СГ-77-23	28	То же, р. Кытеп
	СГ-74-21	56	» » гора Дуга
P. uniflora Ledeb.	СГ-68-29	14	Анадырское нагорье, р. Комариная
	77-362	14	Южн. Чукотка, хр. Пекульней
	77-268	28	То же »
	77-252	28	» » »
	68-05	28	Анадырское нагорье, р. Комариная
	СГ-72-746	28	То же, р. Мечкерева
	СГ-72-747	28	» » »
	65-21	28	Зап. Чукотка, холмы Теакачин
	СГ-65-193	28	То же, гор. Певек
	73-81Y	28	» » р. Большой Кепервеем
	73-80	28	» » » »
	73-94	28	» » » »
	65-347	28	Чукотское нагорье, р. Куэквунь
	67-137K	28	То же, пос. Иультин
	70-85T	28	» » р. Амгуэма
	71-103Pl	28	» » хр. Искатень
	65-152	28	О. Врангеля, гора Тундровая
	С-70-992	28	» р. Хищников
	70-189	28	» р. Гусиная
	79-170	42	» »
P. villosula Jurtz.	70-28Pl	28	Вост. Чукотка, оз. Аччён
	72-27	28	То же, пос. Лаврентия
	72-87	28	» » р. Гильмимливеем
	СГ-73-32	28	» » р. Курупка
P. vulcanicola Juz.	74-46C	28	Южн. Чукотка, пос. Беринговский
	77-223	28	То же, хр. Пекульней

Potentilla anachoretica Soják. До недавнего времени растения этого вида включали в состав широко трактуемого линнеевского *P. multifida* L. J. Soják (1974) по гербарным материалам с Западной Чукотки выделил и описал эту своеобразную расу в качестве самостоятельного вида. До знакомства с этим описанием исследованные нами растения *P. anachoretica* мы отождествляли с *P. multifida* s. l. (Жукова, Петровский, 1971). По-видимому, основываясь на этой публикации, A. Löve и D. Löve (1975) ошибочно отнесли наши данные о числе хромосом у *P. anachoretica* к совершенно другому виду — *P. arctica* Rouy.

Довольно стабильно у *P. anachoretica* отмечается 2n=28. Единственный гексаплоидный образец № 76-13M, собранный рядом с тетраплоидным растением № 76-12M, практически ничем не отличается от многих других тетраплоидных растений. Диплоидный образец № 75-120 представляет собой довольно своеобразную форму с сильно рассеченными на узкие длинные доли листьями, отмеченную пока только на северо-востоке Якутии. В местах произрастания растений такого типа встречаются и типичная форма *P. anachoretica*, и множество форм, переходных к типичной. Возможно, эти последние имеют гибридную природу.

P. arenosa (Turcz.) Juz. Исследованная нами серия растений этого вида морфологически весьма неоднородна. Характерно, что очень часто большее морфологическое сходство наблюдается у растений с разным числом хромосом. Какой-либо закономерности в распространении четырех хромосомных рас выявить

не удается. В некоторых прежних публикациях растения *P. arenosa* отождествлялись нами с американским видом *P. hookeriana* (Жукова, Петровский, 1971, 1972, 1975, 1976, 1977).

P. borealis Soják. По мнению Soják (личное сообщение), этот таксон является гибридным производным *P. anachoretica* и *P. arenosa*. *P. borealis* обычно растет у скал-останцов или на карнизах крутых южных склонов, как правило, по соседству с *P. anachoretica* или с *P. arenosa*. Сравнительно немногочисленные и пространственно изолированные популяции *P. borealis* отличаются заметным полиморфизмом, что, возможно, свидетельствует о повторной гибридизации гибридных растений с родительскими видами. Вероятно, этим объясняется и наличие у *P. borealis* двух хромосомных рас — с 2n=42 и 2n=56.

P. crebridens Juz. В 1977 г. мы впервые указали на тот факт, что все ранее исследованные нами растения *P. nivea* L. s. l., имеющие 2n=28, относятся к своеобразной восточно-сибирской расе, во многом сходной с южно-сибирским видом *P. crebridens* (Жукова, Петровский, 1977). Последующее изучение растений подобного типа на Чукотке и на севере Якутии подтвердило их принадлежность к этому последнему виду. Поскольку арктические и субарктические популяции *P. crebridens* несколько отличаются от типичных забайкальских, они выделены в особый подвид *P. crebridens* subsp. *hemicryophila* Jurtz. (Юрцев, 1984). Следует упомянуть, что образец № 66-28, собранный в Анюйском нагорье в окрестностях пос. Билибино, является типом этого подвида.

P. fragiformis Willd. ex Schlecht. Нам не удалось найти сколько-нибудь заметных макроморфологических отличий у гексаплоидных и октоплоидных растений этого вида. Не исключено, однако, что 42-хромосомные растения возникли в результате скрещивания 56-хромосомной расы *P. fragiformis* с 28-хромосомной расой *P. hyparctica* Malte (см. ниже).

P. gorodkovii Jurtz. Вид, совмещающий в себе признаки *P. nivea* L. и *P. uniflora* Ledeb., в силу чего автор (Юрцев, 1984) рассматривает его как гибридное производное этих видов. Все три хромосомные расы макроморфологически не отличаются, хотя известный полиморфизм наблюдается в пределах каждой из рас даже на небольших территориях. Примечательно, что растения, избранные типом и изотипом (№№ 70-161 и 70-160 соответственно), имеют 2n=28, тогда как большинство других исследованных образцов имеют иные числа хромосом. Если исходить из предположения о гибридной природе *P. gorodkovii*, то наличие у него нескольких хромосомных рас может рассматриваться как вполне естественное явление. Ранее некоторые образцы *P. gorodkovii* мы отождествляли с *P. nivea* L. subsp. *fallax* A. Pors. (Жукова, Петровский, 1972; Петровский, Жукова, 1981) — таксоном, который сам A. Porsild (1951) рассматривал как гибрид *P. nivea*×*P. uniflora*.

P. hyparctica Malte (*P. emarginata* auct.). Весьма полиморфный вид, представленный на севере Азии многочисленными эколого-морфологическими расами. Среди растений, более отвечающих представлению о типичной *P. hyparctica*, абсолютно преобладают гексаплоидные с 2n=42. Лишь на о. Врангеля был обнаружен тетраплоидный образец, внешне ничем не отличающийся от гексаплоидных растений, произрастающих на побережьях и островах арктического бассейна. Что касается остальных тетраплоидных растений *P. hyparctica*, то все они имеют характерный облик, заметно отличающий их от типичной формы вида. Небольшими размерами, слабым ветвлением каудекса, очень слабым опушением, формой листочков и характером их зубчатости эти растения значительно более напоминают южно-сибирские экземпляры *P. gelida* C. A. Mey. В свое время многие 28-хромосомные растения из арктических районов северо-востока СССР мы отождествляли именно с *P. gelida* (Жукова и др., 1973; Жукова, Петровский, 1976, 1977, 1980; Петровский, Жукова, 1981). Тщательное изучение всего комплекса *P. hyparctica* и близкородственных форм позволило Юрцеву (1984) уточнить систематическое положение этой тетраплоидной расы. Ее несомненное родство и близость к *P. hyparctica* дали основание выделить особый подвид, который предложено именовать *P. hyparctica* subsp. *nivicola* Jurtz. et Petrovsky.

P. nivea L. Критическая проработка Юрцевым (1984) комплекса форм, длительное время трактовавшихся как *P. nivea* s. l., выявила на северо-востоке

СССР по крайней мере две широко распространенные расы. Одна из них ныне отнесена к восточно-сибирскому виду *P. crebridens* и уже обсуждалась выше. Вторую расу, довольно обычную в субарктических районах Азии, в свое время, описал С. В. Юзепчук как *P. mischkinii* Juz., но, по мнению Юрцева (1984), она слабо отличается от лапландской *P. nivea*, и он рассматривает ее как географическую расу последнего вида. Тот факт, что на северо-востоке СССР встречаются четыре хромосомных расы, относящиеся к *P. nivea* subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz., пока не находит объяснения. В тех случаях, когда совместно произрастают тетра-, гекса- и октоплоидные растения, как это имеет место в бассейне р. Быстрянки, можно предполагать гибридное происхождение по крайней мере для образцов с 2n=42. Никаких макроморфологических признаков, коррелирующих с числом хромосом, ни у одной из рас обнаружить не удается, а в пределах каждой хромосомной расы наблюдается довольно значительное варьирование морфологических признаков.

P. nudicaulis Willd. ex Schlecht. Наши данные о числе хромосом у этого вида несколько раз публиковались для *P. tundrarum* Juz. (Жукова, Петровский, 1975; Жукова и др., 1977). Недавно, однако, выяснилось, что последний вид, описание которого так и не было обнародовано С. В. Юзепчуком, тождествен *P. nudicaulis* (Soják, 1970).

P. petrovskyi Soják. Этот вид, по мнению Soják (личное сообщение), является гибридным производным *P. anachoretica* Soják× *P. nivea* L. Возможно, этим и объясняются разные числа хромосом у растений, собранных в непосредственной близости друг от друга.

P. pulviniformis Khokhr. Очень самобытный чукотско-колымский вид, числа хромосом для которого публикуются впервые. Макроморфологических различий у разных хромосомных рас не отмечено.

P. rubella Th. Sörensen. Лишь недавно обнаруженный в Азии вид, описанный из Гренландии (Gelting, 1934). Представлен двумя хромосомными расами — с 2n=28 и 2n=42, причем тетраплоидные и гексаплоидные растения заметно отличаются, вследствие чего гексаплоидная раса первоначально была описана в ранге вида — *P. rubelloides* Petrovsky (Петровский, 1983), а затем включена в состав *P. rubella* в качестве разновидности — *P. rubella* var. *rubelloides* (Petrovsky) Jurtz. (Юрцев, 1984). Предполагается, что *P. rubella* мог возникнуть в результате гибридизации *P. stipularis* L. и *P. hyparctica* (Юрцев, 1984). В таком случае не исключена возможность, что 42-хромосомные растения *P. rubella* могли появиться в результате повторного скрещивания гибридного потомства с одной из родительских форм.

P. stipularis L. 70-хромосомный образец этого вида ничем не отличается от остальных исследованных растений, имеющих 2n=28. Возможно, декаплоидное растение представляет собой амфиполиплоид, возникший в результате гибридизации *P. stipularis* (2n=28) с *P. rubella* (2n=42). К этому предположению нас склоняет тот факт, что декаплоидный образец № 76-08 собран в группировке, где смешанно произрастали многочисленные растения *P. stipularis* и *P. rubella*. Если исходить из предположения, что *P. rubella* возник в результате гибридизации *P. stipularis* с одним из видов секции *Aurea* (Юрцев, 1984), то вполне возможно, что при повторном скрещивании признаки *P. stipularis* абсолютно доминируют.

P. subvahliana Jurtz. Ранее растения этого вида определялись нами как *P. vahliana* Lehm. (Жукова, Петровский, 1972, 1981; Жукова, 1980). После критического изучения материалов по *P. vahliana* Юрцев (1984) выделил азиатские растения этого комплекса в самостоятельный видовой таксон *P. subvahliana*. Примечательно, что в Гренландии и в арктической Канаде у *P. vahliana* отмечены числа хромосом 2n=42 и 2n=56, тогда как у североазиатских растений *P. subvahliana* в большинстве случаев отмечается 2n=28.

P. tikhomirovii Jurtz. Вероятно, гибридогенный вид, возникший, по мнению Юрцева (1984), в результате гибридизации *P. arenosa*×*P. hyparctica*.

P. tomentulosa Jurtz. Гибридогенный, по предположению автора (Юрцев, 1984), вид, совмещающий в себе признаки *P. arenosa* и *P. nivea* s. l. Выявленные у *P. tomentulosa* числа хромосом позволяют предполагать наличие и других хромосомных рас в пределах гибридной комбинации *P. arenosa*×*P. nivea*.

P. tschaunensis Juz. ex Jurtz. По мнению Юрцева (1984), этот вид также является гибридогенным, возникшим в результате гибридизации *P. anachoretica* и *P. nivea* s. l. Как и у *P. petrovskyi*, у *P. tschaunensis* пока известны только две хромосомных расы, и это указывает на известный параллелизм в кариологической дифференциации двух гибридных видов. Первоначально мы определяли растения этого вида как *P. rubricaulis* Lehm. (Жукова, Петровский, 1976).

P. uniflora Ledeb. Несмотря на известный внутривидовой полиморфизм, большинство растений этого вида оказались тетраплоидами. Что касается диплоидных и гексаплоидного образцов, то они несколько отличаются по макроморфологическим признакам от основной серии тетраплоидных растений, однако выделение их в качестве особых таксонов на базе столь малочисленного материала было бы преждевременным.

P. villosula Jurtz. Возможно, гибридогенный вид, сочетающий в себе признаки *P. uniflora* и *P. villosa* Pall. К сожалению, число хромосом у *P. villosa* пока остается невыясненным.

Как известно, у видов рода *Potentilla* наличие двух или нескольких хромосомных рас — явление, не столь уж редкое (ср.: ХЧЦР, 1969). Тем не менее привлекает внимание значительное число хромосомных рас у *P. arenosa*, *P. nivea* subsp. *mischkinii*, *P. uniflora*. И еще больший интерес вызывает выявление разных чисел хромосом у видов лапчатки, происхождение которых связывается с гибридизацией ныне существующих видовых таксонов. Многие из вновь исследованных видов рода *Potentilla* встречаются на севере Азии очень редко: их немногочисленные популяции существуют изолированно будучи разобщены огромными расстояниями. Кажется удивительным тот факт, что в пределах таких малочисленных и длительное время изолированных популяций сохраняется многообразие форм и хромосомных рас. Здесь уместно вспомнить, что еще много интереснейших видов рода *Potentilla* в арктических и субарктических районах остаются неисследованными.

ЛИТЕРАТУРА

Жукова П. Г. Хромосомные числа некоторых видов растений Южной Чукотки. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 1, с. 51—59. — *Жукова П. Г., Коробков А. А., Тихонова А. Д.* Хромосомные числа некоторых видов растений востока арктической Якутии. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 2, с. 229—234. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 2, с. 294—305. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых цветковых растений острова Врангеля, 2. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 4, с. 554—563. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 3, с. 395—401. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки, 2. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 7, с. 963—969. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки, 3. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 8, с. 1215—1223. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Анюйского нагорья. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 5, с. 651—659. — *Жукова П. Г., Петровский В. В., Плиева Т. В.* Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 9, с. 1331—1342. — *Петровский В. В.* Два новых вида рода *Potentilla* (*Rosaceae*) с северо-востока Азии. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 3, с. 400—402. — *Петровский В. В., Жукова П. Г.* Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений острова Врангеля. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 3, с. 380—387. — *Хромосомные* числа цветковых растений/Под ред. Ан. А. Федорова. Л.: Наука, 1969. 926 с. — *Юрцев Б. А.* Род *Potentilla* L. — В кн.: Арктическая флора СССР. Вып. 9, ч. 1. Л.: Наука, 1984, с. 137—234. — *Gelting P.* Studies on the vascular plants of East Greenland between Franz Joseph Fjord and Dove Bay. — Med. om Grönl., 1934, Bd 101, N 2, p. 1—349. — *Löve A., Löve D.* Cytotaxonomical atlas of the arctic flora. J. Cramer: Vaduz, 1975. 598 p. — *Porsild A. E.* Botany of southeastern Yukon adjacent to the Canol Roud. — Nat. Mus. Canada Bul., 1951, N 121, Biol. ser., N 41. 400 p. — *Soják J.* Potentillae mongoliae novae. — Folia Geobot. et Phytotax., 1970, vol. 5, N 1, p. 99—114. — *Soják J.* A new arctic *Potentilla* of the section *Multifidae*. — Preslia, 1974, vol. 46, N 1, p. 70—73.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 VI 1984.

УДК 581.4 : 582.26 Бот. журн., т. 70, № 8

Н. И. Караева, С. К. Джафарова

К МОРФОЛОГИИ *COSCINODISCUS GRANII* (*BACILLARIOPHYTA*)

N. I. KARAYEVA, S. K. DZHAFAROVA. ON THE MORPHOLOGY OF *COSCINODISCUS GRANII* (*BACILLARIOPHYTA*)

Приведены новые данные о структуре панциря *Coscinodiscus granii*, полученные с помощью электронной микроскопии. Показано наличие в нем трех пар поясковых ободков (что ранее опровергалось), прослежены отдельные этапы морфогенеза некоторых элементов панциря.

Coscinodiscus granii Gough — планктонный, широко распространенный вид, легко определяется в препарате при положении панциря с пояска. Наши исследования показали, что литературные данные о нем недостаточно полны и точны, хотя этот вид исследовался как в световом (СМ), так и в сканирующем электронном (СЭМ) микроскопах (Fryxell, Hasle, 1973; Stosch, 1975; Brooks, 1975c).

Исследовали клоновые культуры; черноморский клон выделила Л. А. Ланская, мы выражаем ей нашу искреннюю признательность, каспийский — выделила С. К. Джафарова. Условия культивирования и обработки панцирей для электронной микроскопии изложены в нашей более ранней публикации (Джафарова, 1984). В данной статье использована терминология Р. Росс с соавторами (1983); некоторые термины, заимствованные у M. Brooks (1975c) при электронно-микроскопическом описании видов рода *Coscinodiscus*, отмечены в тексте, другие оговорены в работе одной из авторов (Джафарова, 1984).

Coscinodiscus granii Gough

Gough, 1905, North Sea Fish. Invest. Comm. Rep. 2 : 338, fig. 313; Hustedt, 1930, Kiesel. : 436, fig. 237.

Световая микроскопия. Панцирь с пояска ширококлиновидный. Поясок неодинаковой высоты — в самом широком участке 16—20, в самом узком — 8—12 мкм. Каждый поясковый ободок состоит из трех ободков — одного широкого, образованного двумя неравными сегментами (больший заметно суживается к тупозакругленным концам, меньший не суживается), и двух очень узких. Последние несколько различны по ширине, оба с лигулой: в интактном панцире лигула прикрывает места стыка концов сегментов широкого ободка, при этом узкие ободки располагаются внутрь от широкого в его ложбинке.

Створки эксцентрически выпуклые, в самом центре несколько вогнутые, круглые. Клетки каспийского клона в диаметре 60—120, черноморского — 92—108 мкм. В центре створки розетка из более крупных ареол. Ареолы — в радиальных рядах, близ центра — 10 в 10 мкм, далее к середине радиуса — 18—19 в 10 мкм, у края — до 23, иногда до 26 в 10 мкм, за счет коротких вклинивающихся рядов. Наблюдаются и вторичные спиральные ряды ареол. В ряду 16—18 ареол в 10 мкм. По самому краю ареолы заметно мельчают. Близ края, на загибе находится кольцо двугубых выростов, от каждого из них в сторону центра отходят радиальные гиалиновые линии. В кольце под углом 120° друг к другу расположены два двугубых макровыроста (ранее в светооптическом диагнозе именуемые отростками, см.: Диатомовый анализ, 1949 : 73).

Электронная микроскопия. Подтверждено описанное нами выше в СМ сложное строение пояска, состоящего из ободков разной ширины (табл. I, *1*). Дополнены некоторые детали его строения, неразличимые в СМ: разъемность узких ободков, положение лигулы в интактном поясковом ободке (табл. I, *2—4*), строение лигулы, скошенность, неравномерная перфорированность ее краев (табл. I, *5*).

Поясковые ободки ареолированы, ареолы локулярные, расположены в почти прямых рядах, 38 в 10 мкм, в ряду 40 ареол в 10 мкм. Частота ареол на широ-

ком и узких ободках одинакова, на лигулах же они расположены менее упорядоченно (табл. I, *6*). Ареолы на наружной поверхности замкнуты крибрумом. Довольно часто отдельные ареолы ободков или группы их не имеют отверстий, чаще всего группы таких ареол образуют на пояске небольшие площадки, или полосы (табл. I, *7*). Крупные группы и полосы различимы в СМ.

Структура створки из гексагональных локулярных ареол (табл. I, *8*, *9*). Снаружи они прикрыты крибрумом, перфорированным центральной и дополнительными группами крибральных пор (Brooks, 1975b). Дополнительные группы локализованы непосредственно над средними участками каждой вертикальной стенки ареолы. Таким образом, вертикальная, пограничная между двумя ареолами стенка зрительно делит дополнительные группы обычно на равные половины, при этом каждая из них принадлежит к смежным ареолам (табл. I, *10*). В результате крибрум каждой ареолы имеет одну центральную группу и шесть половин дополнительных групп крибральных пор.

Число крибральных пор в центральной и дополнительной группах варьирует в зависимости от расположения ареол на створке. Вблизи от края створки центральные группы состоят из 15—17 крибральных пор, расположенных более или менее концентрически (табл. I, *11*), а дополнительные — из 5—6. Далее в сторону центра створки число центральных пор уменьшается до 5—7, а в дополнительных участках может сократиться до 2—3. Крибральные поры в свою очередь имеют еще более тонкую структуру (крибрум второго порядка?), именуемую Brooks (1975b) крибеллумом. Последний состоит из 4—6 брусков более или менее выступающих по краям каждой поры (табл. II, *1*).

Ареолы центральной розетки и иногда некоторые окружающие ее имеют пентагональное строение, две стенки их, направленные к центру, длиннее остальных, что приводит к клиновидной вытянутости одного угла ареолы в сторону центра (табл. II, *2*). Центральные поры таких ареол (а иногда и близлежащих) расположены не концентрическими группами, а овальными или грушевидными, также вытянутыми к центру (табл. II, *3*). В центральных ареолах дополнительные поры в группе иногда образуют один ряд. Каждая ареола открывается на внутренней поверхности створки одним фораменом, причем у ареол центральной розетки форамен часто эксцентрический и нередко частично или даже полностью редуцирован (табл. II, *2*).

Двугубые выросты расположены на загибе кольцом (табл. II, *4*), отверстия их на наружной поверхности створки мелкие, эллиптические, вытянутые перпендикулярно или под углом к краю створки, иногда круглые. Отверстия двугубых макровыростов (термин Brooks, 1975c) на наружной поверхности крупные, эллиптические (табл. II, *5*), поверхность створки вокруг них заметно вздута, но участок напротив края створки не вздутый, имеет вид несколько пологого «входа». Макровыросты окружены концентрическими рядами мелких пор. На внутренней поверхности створки все двугубые выросты расположены почти под прямым углом к загибу створки или иногда чуть наклонно (табл. II, *6*). Расстояние между ними составляет 6—9 ареол, 2 выроста — на 10 мкм; от края створки до выроста обычно находится 2—4 ареолы. Концы выростов вздуты, несколько утолщены. Двугубые макровыросты на внутренней поверхности створки — в виде почти замкнутой, сплющенной на вершине и отогнутой к краю створки трубки, открывающейся узкой щелью (табл. II, *6*). Концы сплюснутой части выроста немного оттянуты и загнуты в сторону, противоположную краю створки (табл. II, *7*). Вертикальные стенки выростов иногда имеют продольные утолщения, создающие впечатление нечетких граней (подпорки, по Brooks, 1975c). От макровыростов к центру также отходят радиальные гиалиновые линии, во всех случаях образованные за счет менее плотного расположения фораменов.

Культуральный материал дал нам возможность проследить процесс морфогенеза панциря. Как видно из представленных фотографий, первоначально формируется (как основа) внутренняя поверхность створки с фораменами (табл. II, *8*), затем на ней закладываются вертикальные стенки ареол (табл. II, *9*, *10*) и одновременно начинают расти двугубые выросты. Их отверстия видны уже на самом первом этапе и в отличие от окружающих фораменов ареол радиально удлинены (табл. II, *8*). Одновременно с образованием вертикальных стенок

ареол начинается процесс уменьшения диаметра фораменов за счет центростремительного разрастания и утолщения их краев, что характерно для зрелой клетки. На следующем этапе возникает поверхностный кремнеземный слой створки: от вертикальных стенок, перпендикулярно к ним формируется наружный крибрум. К этому моменту двугубые выросты имеют уже хорошо оформленную трубку, хотя свободный конец ее еще не принял характерных очертаний (как у мелких, так и у макровыростов). Утолщением свободных концов двугубых выростов у мелких и смыканием краев макровыростов до узкой щели наряду с окончанием развития центральных и дополнительных перфораций ареол и возникновением в них крибеллума заканчивается процесс развития кремнеземного панциря, типичного для *C. granii*.

В морфологии исследованного вида наше внимание особенно привлекло наличие у него трех пар ободков, на что нет указаний в определителях и монографиях. Это побудило нас обратиться к сведениям о типовом материале и к литературе об исследуемом виде на электронно-микроскопическом уровне.

Как известно, голотип *C. granii* не сохранился (Boalch, 1970) и в ранних исследованиях вида его зачастую при рассматривании со створки ошибочно смешивали с *C. concinnus* W. Sm. Причину этой путаницы исследовал G. Boalch (1970), который провел также типификацию этих видов и отметил различия клеток этих видов в живом состоянии и их очищенных панцирей. Распознавание видов с пояска не представляло трудностей ввиду его клиновидных очертаний у *C. granii*. При этом Boalch (1970) неоднократно подчеркивал простоту строения пояска *C. granii*, имея в виду наличие в панцире лишь двух ободков и, напротив, многочисленность ободков у *C. concinnus*. Это тем более непонятно, так как обнаруженное нами строение пояска у *C. granii* очень четко различимо в СМ.

Отрывочные данные по ультраструктуре собственно створки и отдельные ее фотографии, сделанные с помощью СЭМ, опубликованы в статье G. Fryxell и G. Hasle (1973). Указанная работа, выполненная на самом первом этапе изучения диатомей с помощью СЭМ, неизбежно имела некоторые неточности. Фотографии 34a, b, 37a, b, по нашему мнению, относятся не к *C. granii*, а к *C. asteromphalus* Ehr. Так, на некоторых из них, кроме краевого кольца двугубых выростов, можно видеть дополнительные двугубые выросты, разбросанные беспорядочно на створке, а также ямочки на внутренней поверхности базального кремнеземного слоя (Fryxell, Hasle, 1973, fig. 34a, b), что характерно для *C. asteromphalus*, а не для *C. granii*. Об этом же свидетельствуют показанные на рис. 37a и 37b рельеф створки, а также число и расположение перфораций.

Очень важно для нас короткое упоминание о *C. granii*, имеющееся в работе H. Stosch (1975). Автор также отмечает простоту строений поясковой зоны этого вида, но все же четко указывает на наличие у него ободка с лигулой, а это значит, что его данные противоречат типификации Boalch (1970) и в панцире *C. granii* имеется более двух ободков. Для *C. concinnus* же Stosch (1975) приводит несколько уменьшающихся в ширине плевр и превосходящую их по ширине вальвокопулу. По существу Stosch — единственный автор, обнаруживший до нас ободки с лигулами в пояске *C. granii*, но он ничего не сообщил о таких деталях строения их, как сегментированность широких ободков панциря, наличие в нем четырех узких ободков (каждый с лигулой) и др.

Наконец, наиболее детально на электронно-микроскопическом уровне *C. granii* изучала Brooks (1975c) наряду с *C. concinnus* (Brooks, 1975a) и *C. asteromphalus* (Brooks, 1975b). По данным этого автора, все 3 вида очень четко различаются на электронно-микроскопическом уровне по строению двугубых макровыростов и характеру перфораций крибрума.

Тщательный разбор этих трех статей Brooks и сравнение их с нашим материалом (см. таблицу) показали, что наши клоны *C. granii*, безусловно относящиеся именно к этому виду (это ясно по клиновидности панциря, описанной форме двугубого макровыроста и другим деталям), имели некоторые особенности.

Brooks (1975c) не увидела двусегментности широкого ободка у *C. granii*, неизбежно приводящей к необходимости поиска ободков с лигулами. Именно поэтому однажды встреченный узкий ободок она оценила как «случайный». Некоторые различия, указанные в таблице, не столь значительны и могут быть

Сравнение отдельных морфологических признаков *Coscinodiscus granii* из Черного, Каспийского морей и пролива Ла-Манш

Каспийский и черноморский клоны	Природный и культуральный материал из пролива Ла-Манш (Brooks, 1975c)
Диаметр 60—120 мкм	Диаметр 86—205 мкм
Три пары ободков в панцире	Одна пара; иногда один третий, дополнительный узкий ободок
Широкие ободки из двух сегментов каждый	Сегментированность широких ободков не отмечена
Двугубые выросты — на расстоянии 2—4 фораменов от края створки	Двугубые выросты — на расстоянии 9—12 фораменов от края створки
Подпорки двугубых макровыростов у каспийского клона плохо различимы, слабо развиты, у черноморского — они более выражены	Подпорки хорошо развитые, заметные
В прикраевых ареолах по 15—16 крибральных пор в каждой центральной группе	В прикраевых ареолах 6—9 (12) пор в центральной группе
В ареолах центральной розетки до 12—15 пор в центральной группе	В ареолах центральной розетки число пор в центральной группе сокращается до одной
На внутренней поверхности створки центральное поле гладкое	Центральное поле с радиальными бороздками

результатом вариабельности вида. Другие различия следует отнести к мелким морфологическим особенностям, обычно наблюдающимся у диатомей в морях с пониженной соленостью (Прошкина-Лавренко, 1971; Karayeva, Makarova, 1973).

В диатомологической литературе часто отмечают сходство *C. granii* с *C. concinnus*. R. Holmes и B. Reimann (1966) даже рассматривали эти виды как стадии развития одного вида, что опровергал Boalch (1970). Мы отметили сходство *C. granii* с *C. asteromphalus*, выражающееся в недоразвитии подпорок у двугубого макровыроста, в числе перфораций центральных групп крибрума прикраевых ареол, наличии очень узких ободков и т. д. Однако, несмотря на близость этих видов, на электронно-микроскопическом уровне их можно легко дифференцировать по форме двугубого макровыроста; кроме того, в паре *C. concinnus—C. granii* наблюдаются различия в числе и расположении перфораций на крибруме, а в паре *C. asteromphalus—C. granii* только первый имеет ямочки на базальном кремнеземном слое внутренней поверхности створки и двугубые выросты, разбросанные по всей створке.

ЛИТЕРАТУРА

Джафарова С. К. К морфологии *Ditylum brightwellii* (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 5, с. 671—674. — *Диатомовый* анализ. Кн. 2. М.: Госгеолиздат, 1949. 238 с.— *Прошкина-Лавренко А. И.* О флоре диатомовых водорослей Черного моря. — В кн. Проблемы морской биологии. Киев: Наук. думка, 1971, с. 41—48. — *Росс Р., Кокс А., Караева Н. И. и др.* Исправленная терминология кремнеземных компонентов клетки диатомовых водорослей. — Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, 1983, № 5, с. 65—76. — *Boalch G.* The typification of the diatom species *Coscinodiscus concinnus* Wm. Smith and *Coscinodiscus granii* Gough. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1970, vol. 51, № 3, p. 685—695. — *Brooks M.* Studies on the genus *Coscinodiscus*. I. Light, transmission and scanning electron microscopy of *C. concinnus*. — Bot. Mar., 1975a, vol. 18, № 1, p. 1—13. — *Brooks M.* Studies on the genus *Coscinodiscus*. II. Light, transmission and scanning electron microscopy of *C. asteromphalus* Ehr. — Bot. Mar., 1975b, vol. 18, № 1, p. 15—27. — *Brooks M.* Studies on the genus *Coscinodiscus*. III. Light, transmission and scanning electron microscopy of *C. granii* Gough. — Bot. Mar., 1975c, vol. 18, № 1, p. 29—39. — *Fryxell G., Hasle G. Coscinodiscineae*: some consistent patterns in diatom morphology. — Beih. Nova Hedw., 1973, № 45, S. 69—96. — *Holmes R., Reimann B.* Variation in valve morphology during the life cycle of the marine diatom *Coscinodiscus concinnus*. — Phycologia, 1966, vol. 5, № 4, p. 233—244. — *Karayeva N., Makarova I.* Specific features and origin of the Caspian sea diatom flora. — Mar. Biol., 1973, vol. 21, № 4, p. 269—275. — *Stosch H.* An amended terminology of the diatom girdle. — Beih. Nova Hedw., 1975, № 53, S. 1—28.

Институт ботаники им. В. Л. Комарова
АН АзССР,
Баку.

Получено 13 IV 1984.

УДК 582.765.2 : 581.4 Бот. журн., т. 70, № 8

Л. Л. Зятьков, Т. В. Сова

СЛУЧАЙ ФАСЦИАЦИИ У *COTINUS COGGIGRIA* (*ANACARDIACEAE*)

L. L. ZIATKOV, T. V. SOVA. FASCIATION OCCURRENCE IN *COTINUS COGGIGRIA* (*ANACARDIACEAE*)

Описан случай фасциации у *Cotinus coggigria*. Рассматривается связь этого явления с условиями, резко различающимися по количеству осадков в течение двух следующих друг за другом вегетационных периодов на фоне общей повышенной загазованности воздуха сернистым ангидридом и окислами азота.

Явление фасциации широко обсуждается в литературе, и тем не менее достаточным образом не выяснены многие детали, в частности связанные с характером дифференциации конуса нарастания при образовании фасциированного органа (Данилова, 1961). Открытым остается и вопрос о выяснении роли отдельных факторов, способствующих возникновению фасциированных органов в естественных условиях, и многие другие, поэтому описание каждого нового случая фасциации у растений в известной степени отвечает на некоторые из них.

Мы обнаружили фасциацию побегов у *Cotinus coggigria* Scop., растущего на опытном участке по подбору газоустойчивых пород деревьев и кустарников в зоне сильного промышленного загрязнения атмосферного воздуха сернистым ангидридом и окислами азота (Лисичанско-Рубежанский промышленный район Ворошиловградской обл.). Для таких условий *C. coggigria* является прекрасным декоративным кустарником, широко применяемым в лесомелиорации при создании противоэрозионных придорожных лесных полос. Опытный участок заложен в типичных для данной зоны почвенных условиях на черноземно-луговых наносных глинисто-песчаных почвах. Содержание органического вещества 4.6—5.6 %, pH среды 7.2—7.4, элементами питания почва обеспечена в средней степени, засоления нет.

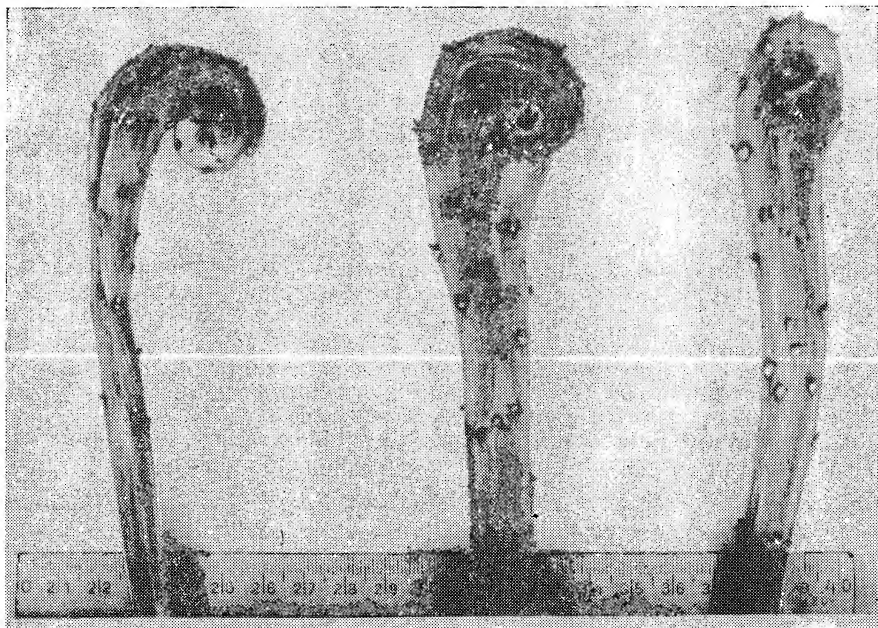
Для посадки использовали стандартные однолетние саженцы, выращенные в питомниках. Благоприятные погодные условия 1980 г. способствовали высокой приживаемости растений. Из высаженных 100 растений *C. coggigria* прижились 70 кустов. К концу вегетационного периода средняя высота растений достигла 44—46 см. Растения имели хорошее развитие.

При проведении в августе 1982 г. фенологических наблюдений были обнаружены фасциированные побеги у 11 кустов *C. coggigria*. Мы осмотрели побеги других древесно-кустарниковых пород, растущих на участке, в том числе и тех, у которых в литературе описаны явления фасциации, однако фасциированные побеги обнаружены не были.

Число фасциированных побегов у *C. coggigria* варьировало от 1 до 10. Степень фасциированности различна: отмечены фасциированные побеги, у которых произошло незначительное расширение и уплощение дистальной части, хорошо выражена ребристость. Одновременно встречались и такие, у которых тератологические процессы выражены сильнее (см. рисунок). Эти побеги характеризовались значительно большим расширением стебля (до 4—5 см) и слабо выраженной ребристостью. Верхушки их были разветвлены на две спирально закрученные части. Краевые части уплощенных побегов утолщены и имели округлую форму. Вследствие опережающего роста этих частей происходили разветвление фасциированного побега и закручивание его в спираль. Описанные фасциированные побеги относятся к наиболее распространенному линейному типу фасциаций.

У одного из фасциированных побегов наблюдались изгиб уплощенной части и сближение краевых частей, которые вследствие этого образовали желобчатую форму. Такая форма побега представляет собой переходное состояние от линейного к кольцевому типу фасциаций (Данилова, 1961).

У фасциированных побегов *C. coggigria* почки распределяются беспорядочно и по спирали, причем наблюдалось чередование не единичных почек, как у нор-



Фасциированные побеги у *Cotinus coggigria.*

мальных побегов, а групп сближенных почек по 3—5. Отмечено, что число почек в группах соответствовало числу ребер фасциированного побега. Почки располагались очень густо. По размеру и форме листовых пластинок фасциированные побеги не отличались от нормальных. Иногда у фасциированных побегов отмечались пятна голубовато-зеленоватого и розовато-фиолетового цветов различной формы. Более всего их было в области разветвления побегов и на спирально закрученных частях. По высоте фасциированные растения *C. coggigria* не уступали нормальным.

Описанный случай массовой фасциации у *C. coggigria* мы рассматриваем как закономерное явление, возникшее в результате определенных взаимоотношений между условиями среды и внутренними процессами роста и развития растений. В возникновении фасциированности важную роль играют плодородие почвы и ее обильная влажность, особенно в определенные периоды роста и развития растений (Шавров, 1959). Почвенная влажность наряду с другими факторами, по-видимому, сыграла существенную роль в возникновении фасциированных побегов у *C. coggigria.* Формирование годичного прироста в значительной мере определяется суммарными осадками за май—август, причем наибольший эффект дают осадки июня, т. е. в период максимального светового дня (Алесковский и др., 1982). В 1982 г. сумма осадков за май—август превышала, более чем в 2.8 раза, сумму за 1981 г., а июньские осадки 1982 г. по сравнению с 1981 г. были выше в 4 раза. Возможно, что именно резкая смена метеорологических факторов в течение двух следующих друг за другом вегетационных периодов на фоне повышенной общей загазованности воздуха вызвала описанные нарушения ритмики заложения и дифференциации осевых органов.

ЛИТЕРАТУРА

Алесковский Ю. М., Гутман А. Л., Нечаев А. А., Успенский В. В. К вопросу о зависимости радиального прироста деревьев от количества осадков. — Лесной журн., 1982, № 1, с. 20—30. — *Данилова М. Ф.* О природе фасциаций у растений. — Бот. журн., 1961, т. 46, № 10, с. 1545—1559. — *Шавров Л. А.* О природе фасциаций. — Бот. журн., 1959, т. 44, № 4, с. 500—505.

Государственный Никитский ботанический сад, Ялта.

Получено 12 V 1983.

УДК 581.15 : 632.937.2 : 58.04 :582.998 Бот. журн., т. 70, № 8

А. В. Косицин, Н. В. Алексеева-Попова, Т. И. Игошина

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕТАЛЛОУСТОЙЧИВОСТИ В НЕКОТОРЫХ ЮЖНОУРАЛЬСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ *ASTER ALPINUS (ASTERACEAE)*

A. V. KOSYTSIN, N. V. ALEKSEEVA-POPOVA, T. I. IGOSHINA. INTRAPOPULATIONAL VARIABILITY OF METALTOLERANCE IN SOME SOUTH-URALIAN POPULATIONS OF *ASTER ALPINUS* (*ASTERACEAE*)

Исследовали характер внутрипопуляционной изменчивости металлоустойчивости нескольких популяций *Aster alpinus*, произрастающих на почвах с различным содержанием свинца, цинка и меди. Обнаружено, что металлоустойчивость проростков астры альпийской широко варьирует и формы распределения приростов корней в присутствии металла и без него несколько различаются. Отмечены также внутри- и междупопуляционные различия по уменьшению обводненности листовой ткани при выращивании астры альпийской на питательных растворах с добавкой свинца. Сделан вывод, что основой для формирования металлоустойчивых популяций на обогащенных металлами почвах могут быть наиболее устойчивые экземпляры обычных популяций и что металлоустойчивость не связана с общей жизнеспособностью растения, а является его специфическим свойством.

Любой природной популяции свойственна генетическая разнородность, которая охватывает различные признаки — как морфологические и морфофизиологические, так и эколого-физиологические и биохимические. Изменчивость эколого-физиологических признаков растительных популяций изучена недостаточно. Физиологическая неоднородность популяции является не только результатом варьирования физиологических признаков, но отражает наличие в популяции генетически различных групп и лежит в основе адаптации к новым экотопам.

Благодаря генетической разнородности в популяциях дикорастущих видов присутствуют организмы, в разной степени приспособленные к экстремальным условиям среды, в частности к условиям минерального питания. В реакции на изменение условий среды проявляется специфика популяций и отдельных внутрипопуляционных групп. Изменчивость внутренней структуры популяций позволяет судить о возможности адаптации на популяционном уровне к резким изменениям среды без существенных изменений в генофонде и является важной экологической проблемой.

Отмечена гетерогенность популяций растений в отношении накопления химических элементов и устойчивости к их избытку в среде (Ковальский, Петрунина, 1964; Ковальский, Засорина, 1965).

В наших исследованиях устойчивости к тяжелым металлам (Pb, Zn, Cu) некоторых видов, произрастающих на Урале, была обнаружена значительная неоднородность популяций по энергии роста и по реакции на добавку тяжелых металлов в питательный раствор. Подобную неоднородность отмечают некоторые исследователи, но они обычно ограничиваются изучением немногочисленных представителей исследуемых популяций, чаще всего нескольких клонов укорененных побегов злаков (Gregory, Bradshaw, 1965; Cox, Hutchinson, 1980; Karataglis, 1980a). Результаты этих работ свидетельствуют о высокой вариабельности металлоустойчивости внутри изученных популяций, но не дают полной картины распределения этого признака из-за малой величины использованных выборок.

Так как характер внутрипопуляционной изменчивости данного признака представляет интерес для изучения процесса формирования устойчивых популяций, мы попытались определить его на достаточно больших выборках из нескольких популяций *Aster alpinus* L.

Цель работы — сравнить распределение металлоустойчивости внутри нескольких отличающихся по устойчивости популяций *A. alpinus* и изучить соотношение металлоустойчивости и общей энергии роста проростков на питательных растворах.

Материал и методика

Материалом исследования служили популяции *Aster alpinus*: устойчивая к свинцу № 3 и фоновая № 1 из северо-восточных районов Башкирской АССР. Характеристика популяций и подробная методика определения металлоустойчивости приведены в нашей предыдущей работе (Алексеева-Попова и др., 1984). Исследование было продолжено на двух других популяциях астры альпийской (№ 5 и 6) из южных районов Башкирской АССР, из местообитаний, в разной степени обогащенных тяжелыми металлами (Zn, Cu, Pb). Различия этих популяций по металлоустойчивости менее отчетливы.

Металлоустойчивость изучали на проростках из семян, собранных в естественных условиях с большого числа растений. Срок хранения семян северо-восточных популяций 1 и 3 года, южных — 1 год.

Показателем устойчивости служил прирост корней в лабораторных условиях на растворе с металлом определенной концентрации, прибавленным к смеси солей, за весь срок опыта. В контрольном варианте проростки росли на смеси солей $Ca(NO_3)_2$ и KCl.

Для характеристики распределений прироста корней были вычислены коэффициенты вариации *V* и асимметрия *A* (Вознесенский, 1969). Оценка статистической достоверности асимметрии сделана по справочнику Я. Янко (1961).

Для изучения некоторых физиологических показателей в опыте № 2 проростки разделяли по величине прироста корней на растворе со свинцом на 4 группы. В группу I вошли проростки с приростом от 1 до 8 мм, в II — от 9 до 13, в III — от 13 до 19 и в IV — 20 мм и более. Разделенные таким образом проростки были высажены на питательный раствор Арнона, не содержащий свинца, и выращивались на нем 45 дней при смене питательного раствора каждые 10 дней. По истечении указанного срока растения были пересажены на растворы двух вариантов: контрольный раствор, 10^{-3} *M* KCl+$5 \cdot 10^{-4}$ *M* $Ca(NO_3)_2$ и тот же раствор с добавкой $6 \cdot 10^{-5}$ *M* $Pb(NO_3)_2$. После 25 дней пребывания растений на опытных растворах определяли содержание сухого вещества в листьях растений каждой группы обеих популяций.

Листья высушивали до постоянного веса при 105 °C и содержание абсолютно сухого вещества определяли в процентах от веса свежесобранных листьев. Определяли влияние свинца в питательном растворе на содержание сухого вещества в листьях каждой группы популяций № 1 и 3.

Результаты и обсуждение

Наши исследования подтвердили, что величина приростов корней внутри выборки популяции изменяется в довольно широких пределах. Можно предполагать, что распределение значений приростов должно подчиняться закону нормального распределения. Отклонения от него могут указывать на сложную структуру популяций или на существование фактора, закономерно меняющегося с изменением прироста.

Рассмотрим характер распределения прироста корней проростков астры альпийской популяций № 1 и 3 из семян с годичным сроком хранения (рис. 1). Количественные характеристики этих распределений приведены в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Количественные характеристики распределения прироста корней *Aster alpinus*

Вариант	Популяция №1				Популяция № 3			
	$\overline{\Delta l}$	*S*	*V*	*A*	$\overline{\Delta l}$	*S*	*V*	*A*
$3 \cdot 10^{-4}$ *M* Pb	22.0	9.0	41	0.57	42.5	13.0	31	—0.54
Контроль	122.0	26.0	21	—0.35 *	124.0	28.0	23	—0.95

Примечание. Здесь и в табл. 2: $\overline{\Delta l}$ — средний прирост, мм; *S* — среднее квадратичное отклонение; *V* — коэффициент вариации, %, *A* — асимметрия; отмеченные звездочкой значения недостоверны ($p > 0.1$).

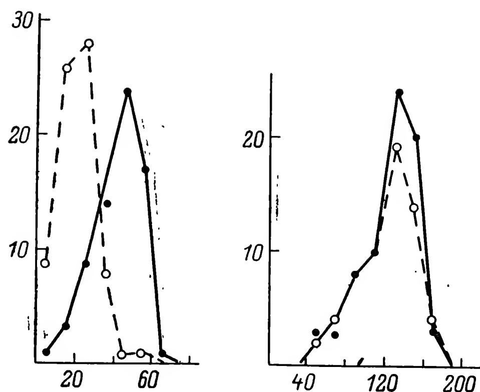


Рис. 1. Распределение приростов корней в присутствии $3 \cdot 10^{-4}$ M Pb (*слева*) и в контроле (*справа*) (проростки из семян годичного срока хранения).

Здесь и на рис. 2 и 3: *по оси абсцисс* — интервалы прироста, мм; *по оси ординат* — число растений с приростом в 10- (вариант со свинцом) и 20-миллиметровом (контроль) интервале, *сплошная* линия — популяция № 3, *штриховая* — популяция № 1.

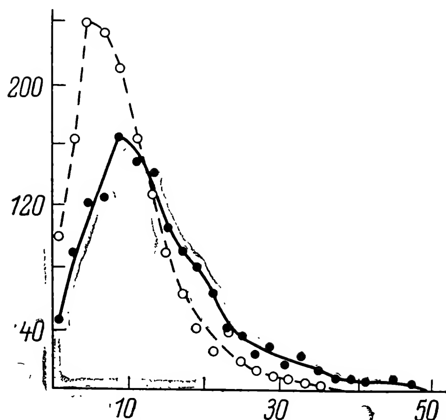


Рис. 2. Распределение приростов корней в присутствии $2 \cdot 10^{-4}$ M Pb (проростки из семян 3-годичного срока хранения). Интервал прироста — 2 мм.

Картина распределения получена для 42-дневных растений, находившихся в течение месяца на растворе солей с добавкой $3 \cdot 10^{-4}$ M Pb. Видно, что прирост корней на растворе с Pb значительно ниже (10—75 мм) по сравнению с контролем (40—200 мм). Характер распределения приростов обеих популяций близок как на контрольном растворе, так и на растворе со свинцом. Но в последнем случае распределение приростов корней устойчивой популяции № 3 сдвинуто в область более высоких значений (рис. 1). Средний прирост этой популяции равен 42.5 ± 13.0 мм, в то время как у популяции № 1 он составляет 22.0 ± 9.0 мм, что отражает ее меньшую устойчивость к свинцу (см. табл. 1).

Тем не менее и в популяции № 1 есть небольшое число растений, прирост которых попадает в область среднего прироста популяции № 3 и даже в область более высоких приростов. Распределение приростов популяции № 1 обладает повышенным коэффициентом вариации и статистически значимой положительной асимметрией, что указывает на некоторый избыток металлоустойчивых экземпляров в этом распределении.

Распределение приростов популяции № 3 имеет отрицательную асимметрию, которую можно считать значимой ($0.1 > p > 0.05$). Как мы увидим далее, отрицательная асимметрия не характерна для распределений приростов на растворе с металлом и наблюдается редко. Возможно, что ее появление в данном случае обусловлено особой устойчивостью популяции № 3 к свинцу. Характер распределения приростов этой популяции мало меняется по сравнению с контрольным вариантом, и, может быть, поэтому сохраняется отрицательная асимметрия. У менее устойчивой популяции № 1 характер распределения приростов меняется гораздо сильнее.

Распределения приростов на контрольном растворе у обеих популяций достаточно близки, почти совпадают средние приросты и значения V, заметно меньшие, чем на растворе со свинцом. Распределения обеих популяций имеют отрицательную асимметрию, в случае популяции № 1, правда, статистически недостоверную ($p > 0.1$).

Для сравнения рассмотрим характер распределения приростов корней южных популяций астры альпийской. Для них была получена более подробная картина распределения прироста корней под действием не только свинца, но также цинка и меди в нескольких концентрациях (табл. 2). Семена астры альпийской, использованные в этих опытах, хранились в течение года.

Резкая разница в устойчивости к металлам между двумя популяциями не обнаружена. Использованные концентрации свинца, цинка и в меньшей степени меди угнетают рост корней астры альпийской. Средний прирост популяции № 5

ТАБЛИЦА 2

Количественные характеристики распределения прироста корней *Aster alpinus*

Вариант	Концентрация металла, моль/л	№ опыта	Популяция № 5				Популяция № 6			
			$\overline{\Delta l}$	S	V	A	$\overline{\Delta l}$	S	V	A
Pb	$2 \cdot 10^{-4}$	5	17.4	11.1	64	0.64	20.2	10.2	50	0.51
	$3 \cdot 10^{-4}$	4	9.6	6.9	72	0.77	10.3	6.2	60	1.29
		5	12.3	8.8	72	1.18	17.7	10.6	60	0.62
Zn	$1 \cdot 10^{-4}$	5	14.9	10.5	71	0.84	15.6	9.4	60	1.37
	$2 \cdot 10^{-4}$	4	11.8	6.8	57	0.44*	11.7	6.6	56	0.76
		5	10.8	7.3	68	1.49	19.2	11.0	57	0.28*
	$3 \cdot 10^{-4}$	4	8.2	4.9	60	0.82	12.4	6.4	52	0.36*
Cu	$3 \cdot 10^{-5}$	4	23.3	10.3	44	0.39*	29.5	8.0	27	—0.31*
		5	29.3	13.1	45	—0.63	36.6	8.2	22	0.66
	$5 \cdot 10^{-5}$	4	18.0	8.1	45	0.68	14.5	6.8	47	0.13*
		5	25.6	13.9	54	0.26*	26.2	12.2	47	0.02*
Контроль		4	30.5	16.2	50	—0.17*	39.3	14.3	36	—0.30*
		5	33.4	11.3	34	—0.14*	38.0	13.4	36	—0.15*

на растворах с металлами меньше, чем у популяции № 6, но значительно меньше также прирост корней на контрольном растворе, и определенных выводов о разнице в металлоустойчивости этих популяций сделать нельзя. Популяция № 6 более сходно реагирует на тяжелые металлы, так как коэффициент вариации распределений ее прироста во всех случаях ниже, чем у популяции № 5.

Интересно сравнить распределение приростов на контрольном растворе и растворах с металлами по их асимметрии. Все распределения на контрольном растворе обнаружили небольшую отрицательную асимметрию, по t-критерию недостоверную. Мы считаем, что воспроизводимость отрицательного значения асимметрии во всех опытах может означать реальную тенденцию к такой форме распределения, и на контрольном растворе среди проростков астры альпийской имеется некоторый избыток медленно растущих экземпляров.

На растворах с тяжелыми металлами, напротив, полностью преобладает положительная асимметрия, в большинстве случаев статистически достоверная. Два исключения из этой закономерности получены на растворах с медью, на которых асимметрия вообще имеет менее определенный характер. Отрицательная асимметрия проявляется при меньшей концентрации меди, мало угнетающей рост корней астры альпийской, поэтому характер распределения близок к таковому на контрольном растворе. Кроме того, астра альпийская как вид довольно устойчива к меди (Алексеева-Попова и др., 1984).

Наличие положительной асимметрии в распределениях прироста корней на растворах со свинцом и цинком при тенденции к отрицательной асимметрии на контрольном растворе показывает, что устойчивость к этим металлам не связана непосредственно с общей жизнеспособностью растений и является очень специфическим свойством. Проростки с пониженной скоростью роста и, вероятно, с пониженной жизнеспособностью не обнаруживают эквивалентного угнетения на растворах с указанными металлами. При общем сдвиге выборки в сторону малых приростов рост медленно растущих проростков угнетается в меньшей степени, чем быстро растущих экземпляров, может быть, за счет меньшего поглощения металла, и именно они создают в этом случае положительную асимметрию распределения.

Для более точного анализа распределений прироста мы провели опыт № 2 на большой выборке проростков из семян популяций № 1 и 3: 1674 и 1445 проростков соответственно. Устойчивость проростков изучали на растворе с концентрацией свинца $2 \cdot 10^{-4}$ *М*. Семена хранились 3 года. Результаты опыта показывают, что по сравнению с опытом № 1 устойчивость проростков из таких семян значительно снизилась в обеих популяциях и различие между популяциями стало меньше. Среднее значение прироста корней на растворе со свинцом для популяции № 1 равно 9.4 ± 6.6, популяции № 3 — 13.3 ± 8.3 мм.

Как мы предполагаем, это явление можно объяснить пониженной жизнеспособностью семян, зародыши которых обладают более высоким уровнем ме-

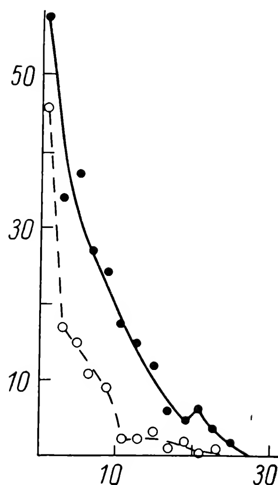


Рис. 3. Распределение приростов корней в присутствии $3 \cdot 10^{-4}$ *М* Pb (проростки из семян 3-годичного срока хранения).

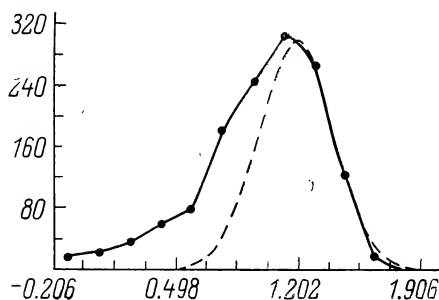


Рис. 4. Логарифмическое распределение приростов корней у проростков популяции № 3 (семена 3-годичного срока хранения).

По оси абсцисс — логарифмы приростов корней, *по оси ординат* — число проростков в интервале логарифмической шкалы с шагом 0.176. *Штриховой линией* изображено теоретически рассчитанное лог-нормальное распределение.

таллоустойчивости. Семена металлоустойчивых экземпляров быстрее теряют всхожесть при хранении, и за счет этого происходит общий сдвиг распределений в область малых приростов, более заметный у популяции № 3, так как она первоначально имела больший процент металлоустойчивых семян. По указанной причине перекрытие распределений (рис. 2) получилось гораздо более полным, чем в опыте № 1 (рис. 1). Распределения оказались усеченными в области малых приростов и обладающими большой положительной асимметрией (*A* равно 1.45 для популяции № 1 и 1.04 для популяции № 3), из-за которой наблюдается значительное несовпадение моды и медианы.

С семенами 3-годичного срока хранения был поставлен опыт № 3,в котором испытывали концентрацию Pb $3 \cdot 10^{-4}$ *М*. Этот опыт дал нестандартное распределение, параметры которого не вычисляли (рис. 3). Возможно, что оно является правой половиной сильно усеченного распределения, форма которого приближается к нормальному. Следует отметить, что из-за токсичности этой дозы свинца наблюдали массовую гибель проростков: 52 % проростков популяции № 1 и 40 % популяции № 3. По сравнению с результатами, полученными при концентрации свинца $2 \cdot 10^{-4}$ *М*, стало заметнее различие в приросте между популяциями, и среди проростков популяции № 1 выделилась обособленная группа с большими приростами. При общем углублении различий между популяциями максимальные приросты этой группы по-прежнему мало отличаются от максимальных приростов более устойчивой популяции.

Существует мнение, что распределение размеров определенного органа у совокупности каких-либо биологических объектов, наблюдаемых в процессе роста, должно подчиняться законам логарифмически нормального распределения (Крамер, 1975). Построенное в линейных координатах такое распределение будет обладать положительной асимметрией, что вполне отчетливо проявляется и в нашем случае. Для проверки предположения, не является ли полученное нами распределение приростов корней лог-нормальным, мы вычислили распределение приростов в опыте № 2 в логарифмической форме.

Такое распределение для популяции № 3 изображено на рис. 4. Для изученной выборки в целом распределение логарифмов приростов далеко от нормального, но в области больших приростов можно выделить группу проростков объемом в 900 экземпляров, для которой почти точно выполняется лог-нормальное распределение. Теоретически рассчитанное для него лог-нормальное распределение изображено на рисунке штриховой линией.

Сходную группу проростков, еще бóльшую по объему, можно выделить в популяции № 1. Объясняется ли это наличием в составе обеих популяций нескольких дискретных групп, у которых прирост корней, возможно, распределяется по различным законам, или имеется единое распределение нестандартной формы, мы решить затрудняемся.

Таким образом, в составе каждой популяции можно выделить группы растений, существенно различающихся по ростовой реакции корней на растворе с металлом. Возникает естественный вопрос, не связано ли это с физиолого-биохимическими различиями между ними? Одним из ранних признаков общего страдания растений вследствие токсического действия свинца является нарушение водного баланса. При этом уменьшается обводненность тканей, что приводит к увеличению процента сухого вещества по отношению к сырому весу.

Можно предполагать, что этот показатель сильнее всего будет меняться у неустойчивых растений, а более устойчивые экземпляры окажутся способными противостоять этому воздействию. Для проверки этого предположения исследовали внутрипопуляционное распределение оводненности листьев астры альпийской популяций № 1 и 3 в зависимости от скорости роста на содержащих свинец растворах. Эти данные позволили нам сравнить взаимосвязь этих признаков как внутри популяции, так и между популяциями, различающимися по устойчивости к свинцу.

ТАБЛИЦА 3

Влияние свинца на содержание абсолютно сухого вещества в листьях *Aster alpinus*, %

Группа	Популяция № 1		Популяция № 3	
	Pb	контроль	Pb	контроль
I	37.9	28.4	34.6	27.8
II	35.3	28.1	34.5	28.6
III	33.5	27.5	32.6	28.4
IV	32.5	27.1	28.7	27.4

Исследование было проведено на больших выборках опыта № 2. Проростки обеих популяций, общая металлоустойчивость которых была определена по величине прироста корней на растворах со свинцом, разделили по этому признаку на 4 группы, как описано выше. Вследствие значительного перекрытия распределений по величине приростов (см. рис. 2) все группы оказались представительными. На взрослых растениях астры альпийской, выращиваемых на питательных растворах с добавкой свинца и на контрольном растворе, определяли содержание абсолютно сухого вещества в листьях (табл. 3).

Данные табл. 3 показывают, что свинец значительно снижает оводненность листьев астры альпийской. Если в контрольном варианте содержание сухого вещества у обеих популяций составляло около 28 %, то в присутствии свинца оно было значительно выше, доходя до 38 %.

Степень различия между вариантами выше у неустойчивой популяции. По содержанию в листьях сухого вещества популяция № 1 превосходит популяцию № 3 во всех группах. Наблюдается четкая связь устойчивости к нарушению водного обмена с общей устойчивостью к свинцу, определенной по приросту корней. В обеих популяциях содержание сухого вещества закономерно снижается от группы I к IV параллельно повышению общей устойчивости — у растений группы IV меньше всего изменяется оводненность тканей по сравнению с контролем.

Растения из обеих популяций в идентичных группах были предварительно подобраны так, что ростовая реакция корней их проростков была одинаковой. Полученная разная реакция их водного обмена показывает, что механизмы, управляющие водным обменом, более тонко адаптируются к избытку свинца, и эта адаптация отчетливее для устойчивой популяции.

Итак, наше исследование показало, что проростки из семян астры альпийской, собранных в природных условиях, обнаруживают значительную внутрипопуляционную изменчивость скорости роста как в обычных условиях, так и при угнетении роста тяжелыми металлами. В составе менее устойчивой популяции имеется некоторое число экземпляров, не уступающих по устойчивости основной массе проростков более устойчивой популяции. Это может являться подтверждением гипотезы о том, что пионерами в заселении участков, обогащенных тяжелыми металлами, являются отдельные члены обычных популяций, случайно обладающие повышенной устойчивостью к металлам. Ранее в обычных популяциях были обнаружены экземпляры, устойчивые к Cu, Zn, Pb, Ni. Так, A. D. Bradshaw (1952) нашел среди 60 неустойчивых к цинку растений обычной популяции *Agrostis tenuis* 3 растения, обладающих повышенной устойчивостью. Автор заключает, что в наследственном материале этого вида есть генетические основы для устойчивости к цинку и под действием одностороннего отбора в экстремальных почвенных условиях может возникнуть устойчивая популяция.

Слабая устойчивость к меди была обнаружена у нескольких среди 30 индивидуумов популяции *Agrostis stolonifera* из необогащенного медью местообитания (Wu, Bradshaw, 1972). Авторы полагают, что в местах сильного загрязнения медью полностью исчезают неустойчивые или слабо устойчивые генотипы, за счет чего значительно возрастает устойчивость к меди оставшейся части популяции. Поскольку увеличивается общая устойчивость, должен иметь место прогрессивный отбор на генотипы возрастающей устойчивости, образующиеся, возможно, путем рекомбинации из отобранных генотипов.

Исследователи, работающие с *Agrostis tenuis* (Gregory, Bradshaw, 1965; Karataglis, 1980a), выявили различную реакцию отдельных клонов этого вида на присутствие избытка металла в среде. При выращивании *A. tenuis* и *Festuca rubra* из семян растений неустойчивых популяций на обогащенных медью почвах удалось за одну генерацию отобрать группу растений, устойчивость которых к меди приближалась к устойчивости естественных популяций, растущих на почвах с большим содержанием меди (Karataglis, 1980b). R. Cox и T. Hutchinson (1980) на устойчивой и неустойчивой популяциях *Deschampsia cespitosa* обнаружили внутрипопуляционные различия по устойчивости к Cu, Pb, Zn и Ni.

Результаты приведенных работ свидетельствуют о высокой вариабельности металлоустойчивости внутри изученных популяций, но при таких небольших выборках не могут дать полной картины распределения этого признака. Наши исследования, проведенные на больших выборках, позволили охарактеризовать распределения этого признака у нескольких популяций астры альпийской. Показано, что характер распределений приростов под действием тяжелых металлов иной, чем в нормальных условиях. Это может объясняться пониженной жизнеспособностью устойчивых проростков в нормальных условиях. Различные типы организмов в популяциях отличаются такими особенностями, которые определяют их различную выживаемость в различных условиях среды (Шварц, 1980).

Некоторое снижение жизнеспособности взрослых растений металлоустойчивых рас в обычных условиях отмечалось в литературе. Оно проявляется, в частности, в пониженной конкурентоспособности таких растений при их совместном произрастании с другими видами (Kruckeberg, 1954; Cook, 1965; Hickey, McNeilly, 1975). Можно предполагать, что и семена металлоустойчивых экземпляров растений также обладают подобным свойством, поэтому они быстрее теряют всхожесть при хранении и изменяют тем самым общую картину реакции популяции в целом.

На растворах с металлами мы наблюдали на фоне сильного общего сдвига распределений в область малых приростов замену незначительной отрицательной асимметрии положительной. Это указывает на отсутствие прямой связи между скоростью роста в нормальных условиях, которую мы считаем показателем жизнеспособности, и металлоустойчивостью.

Если бы металлоустойчивость определялась общей жизнеспособностью, форма распределения металлоустойчивости должна была бы точно отражать форму распределения скорости роста. Так как соотношение получилось обратным, мы считаем, что металлоустойчивость является специфическим свойством

растения, не связанным с его общей жизнеспособностью, обусловленным особыми физиолого-биохимическими механизмами.

В нашей работе показано, что за счет каких-то механизмов устойчивость водного обмена растений к действию свинца у устойчивой популяции выше, чем у неустойчивой. Свинец вызывает снижение оводненности тканей, о котором мы судили по снижению доли сухого веса от сырого, что согласуется с данными, полученными ранее на молодых растениях фасоли (Йорданов, Меракчийска, 1980). Нарушение водного баланса — снижение оводненности тканей — может быть следствием ослабления поглотительной функции корней или нарушений транспорта воды по растению. Угнетающее действие свинца на водный обмен астры альпийской находится в обратной зависимости от общей устойчивости к металлу и соответственно меняется на уровне популяций и внутрипопуляционных групп. Характерно, что у растений одной и той же группы двух сравниваемых популяций, т. е. с одинаковой ростовой реакцией на внесение свинца в раствор, устойчивость водного обмена заметно выше у более устойчивой популяции.

Эта физиологическая неоднородность растений двух популяций может являться отражением их генетической неоднозначности и определять их разные адаптивные возможности.

Наши исследования обнаружили значительную вариабельность металлоустойчивости природных популяций астры альпийской, которая может являться основой преобразования популяций при изменении уровня металлов в почвенной среде.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева-Попова Н. В., Косицин А. В., Игошина Т. И., Ильинская Н. Л. Металлоустойчивые популяции *Aster alpinus* (*Asteraceae*) на обогащенных свинцом, цинком и медью почвах луговых степей северо-востока Башкирской АССР. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 4, с. 466—473. — *Вознесенский В. Л.* Первичная обработка экспериментальных данных. Л.: Наука, 1969. 83 с. — *Йорданов И. Т., Меракчийска М. П.* Влияние на оловото върху интензивността на фотосинтезата, разпределнието на C^{14}, състава на структурните белтъци на хлоропластите и спектралните свойства. — Физиол. на растенията, 1980, т. 2, № 3, с. 3—7. — *Ковальский В. В., Засорина Е. Ф.* К биогеохимии стронция. — Агрохимия, 1965, № 4, с. 78—88. — *Ковальский В. В., Петрунина Н. С.* Геохимическая экология и эволюционная изменчивость растений. — ДАН СССР, 1964, т. 159, № 5, с. 1175—1178. — *Крамер Г.* Математические методы статистики. М.: Мир, 1975. 648 с. — *Шварц С. С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с. — *Янко Я.* Математико-статистические таблицы. М.: Госстатиздат ЦСУ СССР, 1961. 225 с. — *Bradshaw A. D.* Populations of *Agrostis tenuis* resistant to lead and zinc poisoning. — Nature, 1952, vol. 169, N 4313, p. 1098 — *Cook S. A.* Population regulation of *Escholzia californica* by competition and edaphic conditions. — J. Ecol., 1965, vol. 53, N 3, p. 759—769. — *Cox R. M., Hutchinson T. C.* Multiple metal tolerances in the grass *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. from the Sudbury smelting area. — New Phytol., 1980, vol. 84, N 4, p. 631—647. — *Gregory R. P., Bradshaw A. D.* Heavy metal tolerance in populations of *Agrostis tenuis* Sibth. and other grasses. New Phytol., 1965, vol. 64, N 1, p. 131—140. — *Hickey D. A., McNeilly T.* Competition between metal tolerant and normal plants populations, a field experiment on normal soil. — Evolution, 1975, vol. 29, N 3, p. 458—463. — *Karataglis S. S.* Selective adaptation to copper of populations of *Agrostis tenuis* and *Festuca rubra* (*Poaceae*). — Plant Syst. Evol., 1980a, vol. 134, N 3—4, p. 215—228. — *Karataglis S. S.* Differential tolerance of *Agrostis tenius* populations growing at two mine soils to Cu, Zn and Pb. — Phyton, 1980b, vol. 20, N 1—2, p. 15—22. — *Kruckeberg A. R.* The ecology of serpentine soils. III. Plant species in relation to serpentine soils. — Ecology, 1954, vol. 35, N 2, p. 267—274. — *Wu L., Bradshaw A. D.* Aerial pollution and the rapid evolution of copper tolerance. — Nature, 1972, vol. 238, N 5360, p. 167—168.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 III 1984.

УДК 581.19 : 582 : 001.4 Бот. журн., т. 70, № 8

И. Н. Анисимова, И. П. Гаврилюк

ГЕЛИАНТИНИН И ГОМОЛОГИЧНЫЕ ЕМУ БЕЛКИ В СЕМЕЙСТВЕ *ASTERACEAE*

I. N. ANISIMOVA, I. P. GAVRILJUK, HELIANTHININ AND THE HOMOLOGOUS PROTEINS TO IT IN THE FAMILY *ASTERACEAE*

Изучены иммунохимические свойства главного глобулина семян подсолнечника — гелиантинина — и гомологичных ему белков других триб сем. *Asteraceae* — *Calenduleae*, *Cynareae* и *Cichorieae*. Показаны полная иммунохимическая идентичность гелиантинина в пределах рода *Helianthus* и частичная идентичность этого белка гомологичным глобулинам из других изученных родов. На молекуле гелиантинина подсолнечника выявлено не менее пяти типов антигенных детерминант. Проанализировано распределение этих детерминант среди гомологичных белков других триб сложноцветных.

Семейство сложноцветных (*Asteraceae* Dumort.) — одно из самых крупных в классе двудольных растений. Представители этого семейства распространены по всему земному шару, многие из них имеют практическое значение.

Первая попытка систематической обработки семейства была предпринята еще в начале прошлого века (Cassini, 1826, цит. по: Bentham, 1873). Впоследствии семейство неоднократно подвергалось ревизиям (Bentham, 1873; Cronquist, 1955, 1977). Исследования по таксономии сложноцветных проводили в плане деления семейства на трибы и установления возможных родственных связей между ними.

Однако, несмотря на то что число признаков, используемых в систематике сложноцветных, довольно велико, деление семейства на трибы до сих пор остается проблематичным, а сведения по филогении и эволюции — фрагментарными.

К настоящему времени накоплено много фактов, свидетельствующих о том, что схемы эволюции белков, построенные на основе сравнения их аминокислотной последовательности, в целом удовлетворительно совпадают со схемами филогенетических отношений между организмами, из которых эти белки выделены. В то же время существует тесная корреляция между различиями в последовательности аминокислот и иммунохимическими свойствами белков (Prager e. a., 1976, 1978; Wallace, Boulter, 1976). Филогенетические дендрограммы, построенные по аминокислотным последовательностям и иммунохимическим свойствам одних и тех же белков, полностью совпадают (Jolles e. a., 1976; Romero-Herrera e. a., 1976; Matsuoka, Hori, 1980; Mao, Chen, 1982), поэтому иммунохимический метод, более доступный и менее трудоемкий, чем определение аминокислотной последовательности, нашел широкое применение в исследованиях белков в связи с решением вопросов филогении и эволюции. Среди белков растений для этой цели успешно используются запасные глобулины семян (Kloz, Turkova, 1963; Konarev, Gavriljuk, 1978; Конарев, 1983; Егги, Гаврилюк, 1979; Jensen, Penner, 1980).

У сложноцветных наиболее изучен главный запасной белок семян подсолнечника — гелиантинин — с молекулярным весом 305 kD и константой седиментации S_{20w}=11.8 (Schwenke e. a., 1975). Сведения об иммунохимических свойствах гелиантинина и гомологичных ему глобулинов других сложноцветных отсутствуют. Целью нашей работы явилось выяснение степени иммунохимического сходства гелиантинина подсолнечника с глобулинами семян других представителей сем. *Asteraceae*.

Материал и методы

Для исследований брали воздушно-сухие семена представителей следующих триб: *Heliantheae* (подсолнечник — *Helianthus annuus* L., *H. angustifolius* L., *H. mollis* Lam., *H. tomentosus* Michx.), *Calenduleae* (календула — *Calendula officinalis* L.), *Cynareae* (сафлор — *Carthamus tinctorius* L.), *Cichorieae* (салат

латук — *Lactuca sativa* L.). Кроме того, в анализ были включены представители семейств бобовых (*Pisum sativum* L.) и розоцветных (*Amygdalus communis* L.).

Для извлечения главного глобулина из семян сложноцветных использовали методику, разработанную для глобулинов подсолнечника (Schwenke e. a., 1975). Суммарные водосолерастворимые белки извлекали из обезжиренной муки пятикратным объемом 1M NaCl, забуференного фосфатами до pH 7.0. Экстракцию вели в течение ночи. Экстракт отделяли центрифугированием. К нему добавляли пятикратный объем дистиллированной воды, охлажденной до 4 °C. Осадок глобулина формировался в течение 16 ч. Его отделяли центрифугированием и растворяли в трис-глициновом буфере, pH 8.3. Все операции осуществляли при 4 °C.

Для выделения 11S глобулина (легумина) из семян гороха использовали метод C. Danielsson (1956). Альбумино-глобулиновую фракцию экстрагировали пятикратным объемом 1M NaCl, pH 7.0 путем настаивания в течение 16 ч на холоду. Концентрирование белков и очистку их от небелковых примесей осуществляли добавлением сернокислого аммония до 70 % насыщения. Осадок формировался в течение 2—3 ч. Его растворяли в минимальном объеме 0.2M NaCl, pH 7.0. Альбумины отделяли от глобулинов диализом против дистиллированной воды в течение 48 ч на холоду. Полученный осадок глобулинов растворяли в 0.2M NaCl и очищали трехкратным переосаждением путем диализа против дистиллированной воды, подкисленной до pH 5.0. Переосажденный несколько раз глобулин разделяли на вицилин и легумин. Для этого осадок глобулинов после диализа растворяли в 0.2 M NaCl, pH 9.2 и диализовали против 0.2 M NaCl, pH 4.7. При этом легумин выпадал в осадок, а вицилин оставался в растворе. Осадок легумина после растворения в 0.2 M NaCl, pH 9.2 вновь диализовали против 0.2 M NaCl, pH 4.7.

11S глобулин миндаля (амандин) выделяли по методике T. Svedberg, B. Sjörgren (1930, цит. по: Stencamp, Joubert, 1967). Белки экстрагировали из обезжиренной муки тремя объемами 10 %-ной NaCl при 20 °C. К экстракту добавляли сернокислый аммоний до 30 %-ного насыщения. Образовавшийся осадок отбрасывали, а концентрацию сернокислого аммония в надосадочной жидкости доводили до 40 % насыщения. Выпавший при этом осадок содержал амандин с небольшой примесью других белков.

Иммунные сыворотки получали путем иммунизации кроликов внутримышечно и подкожно с полным адьювантом Фрейнда трижды с недельными интервалами. Реиммунизацию проводили через 30—45 дней от последней инъекции. В работе использовали иммунные сыворотки на гелиантинин подсолнечника и легумин гороха.

Реакции двойной иммунодиффузии и иммуноэлектрофорез ставили в 1 %-ном агаровом геле марки LDH-10-82 (фирма «Серва», ФРГ) по методике, принятой в иммунохимическом анализе белков двудольных растений (Гаврилюк и др., 1973).

Условия для слитного ракетного иммуноэлектрофореза подбирали опытным путем, приняв за основу схему, описанную Б. Вееке (1977). Оптимальными условиями для объектов нашего исследования оказались концентрация белка 1000 мкг/мл, концентрация сыворотки от 1 до 2 %, напряжение 4 В/см, время электрофореза 2 ч (рис. 1).

Результаты исследования и обсуждение

В гомологичной реакции при двойной иммунодиффузии гелиантинин подсолнечника *Helianthus annuus* давал одну четкую линию преципитации (рис. 2). Она полностью сливалась с линией преципитации, образованной глобулином семян дикорастущего многолетнего вида *H. angustifolius*, что свидетельствует об иммунохимической идентичности этих двух белков.

Такая же реакция наблюдалась и при сравнении глобулина *H. annuus* с глобулинами двух других диких видов *H. mollis* и *H. tomentosus* (на рисунке не приводятся). В то же время при сравнении гелиантинина подсолнечника с глобулинами других сложноцветных наблюдалось образование отчетливых

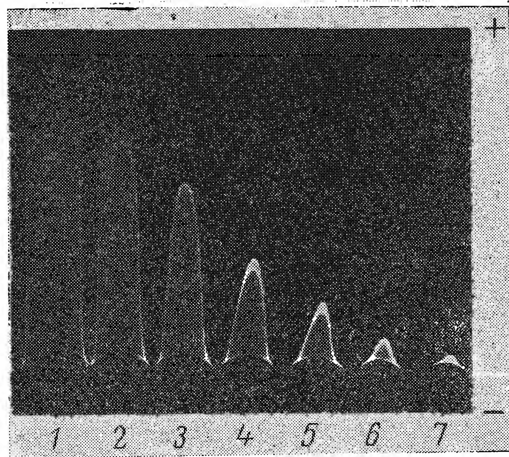


Рис. 1. Слитный ракетный иммуноэлектрофорез гелиантинина из семян *Helianthus annuus* при концентрации от 5000 (1-я лунка) до 70 (7-я лунка) мкг/мл.

Проявлено гомологичной сывороткой.

«шпор», что указывает на неполную (частичную) идентичность сравниваемых белков. Условия проведения реакции двойной иммунодиффузии исключали образование так называемых ложных шпор. Следовательно, образование каждой шпоры свидетельствует о том, что часть популяции антител, взаимодействующих с гомологичным белком, не способна связаться с гетерологичным из-за отсутствия у последнего по крайней мере одного типа антигенных детерминант, характерных для гомологичного белка. Характер и направление шпор в различных сочетаниях сравниваемых белков позволяют предполагать, что на молекуле главного глобулина подсолнечника имеется не менее пяти типов антигенных детерминант. Поскольку, как видно на рис. 2, во всех сочетаниях белков только часть преципитатов участвует в образовании шпоры, а остальные части сливаются, следует считать, что на молекулах всех сравниваемых белков имеется общая детерминанта, или группа детерминант. Она обозначена буквой *А*. У глобулинов видов подсолнечника, *Calendula officinalis* и *Carthamus tinctorius* имеется детерминанта, отсутствующая у *Lactuca sativa* (*Б*). Детерминанта *В* обнаружена только у видов подсолнечника и *Calendula officinalis*, детерминанта *Г* — у видов подсолнечника, *Calendula officinalis* и *Lactuca sativa*. Детерминанта *Д* имеется только у видов подсолнечника и *Lactuca sativa*.

При слитном ракетном иммуноэлектрофорезе подтвердились идентичность глобулинов сравниваемых видов подсолнечника и частичная идентичность их глобулинам других сложноцветных (рис. 3), причем здесь наблюдалась та же направленность шпор, что и при двойной иммунодиффузии. Кроме того, отмечалось увеличение высоты ракет в гетерологичных реакциях по сравнению с гомологичной реакцией. В соответствии с общими принципами количественного иммуноэлектрофореза высота ракет обратно пропорциональна концентрации антител. Следовательно, бóльшая высота ракет у гетерологичных белков еще раз подтверждает, что с ними связывается меньше антител, чем с гомологичным белком.

Таким образом, исследованные нами главные глобулины семян сложноцветных иммунохимически идентичны у представителей одного рода и не полностью идентичны у представителей различных родов и триб. Как видно из рис. 2, эти белки не реагируют с сывороткой на легумин гороха. В свою очередь легумин гороха и амандин миндаля не дали преципитата с сывороткой на гелиантинин семян подсолнечника. Эти факты свидетельствуют о том, что главные глобулины семян сложноцветных иммунохимически не идентичны запасным глобулинам семян других семейств.

В последние годы выполнены работы по изучению антигенной специфичности запасных глобулинов бобовых (Егги, Гаврилюк, 1979; Егги, 1982) и лютиковых (Jensen, Penner, 1980). У глобулинов семян обоих семейств выявлено по 5—7 типов антигенных детерминант. Глобулины близких видов и родов были идентичны, число общих антигенных детерминант у глобулинов отдаленных видов соответствовало степени филогенетической близости сравниваемых видов. Сыворотки на эти белки не реагировали или давали очень слабую перекрестную реакцию с глобулинами других семейств. Следовательно, по числу типов антигенных детерминант и их специфичности главные глобулины семян сложноцветных подобны глобулинам других семейств.

Распределение детерминант в настоящем исследовании свидетельствует о близости глобулинов гелиантовых и календуловых. В системах, которые

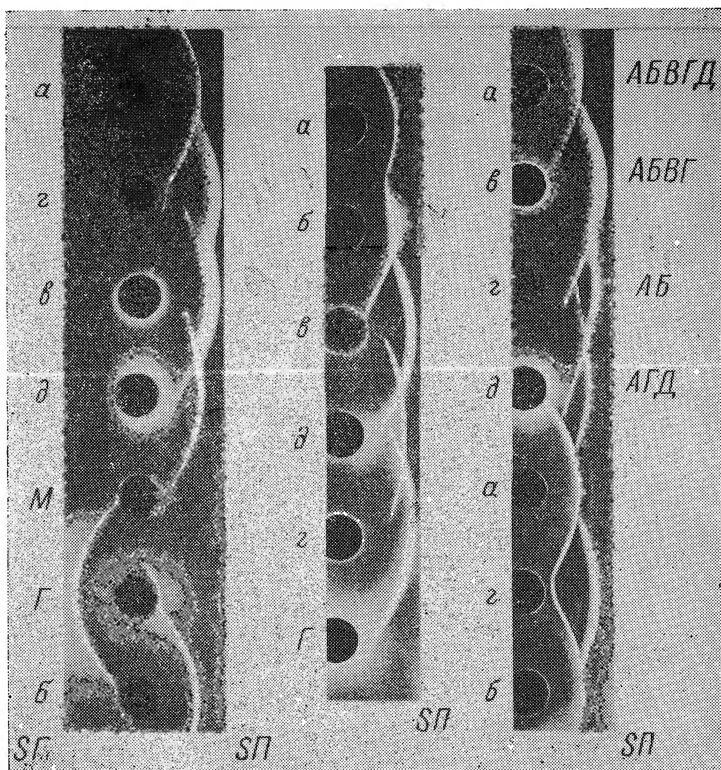


Рис. 2. Сравнительный иммунохимический анализ главных глобулинов семян сложноцветных и других двудольных растений.

а — *Helianthus annuus*, *б* — *H. angustifolius*, *в* — *Calendula officinalis*, *г* — *Carthamus tinctorius*, *д* — *Lactuca sativa*, *Г* — горох, *М* — миндаль. Проявлено сывороткой на гелиантинин подсолнечника (S *П*) и легумин гороха (S *Г*). *АБВГД* — антигенные детерминанты главных глобулинов сложноцветных.

предлагают G. Bentham (1873) и A. Cronquist (1955), трибы *Calenduleae* и *Heliantheae* значительно удалены друг от друга. Однако Cassini (1826) (цит. по: Bentham, 1873) рассматривал календуловые как одну из триб, наиболее тесно связанных с гелиантовыми.

У глобулина представителя трибы цинаровых *Carthamus tinctorius* выявлены всего 2 антигенных детерминанты, общих для календуловых и гелиантовых, — *А* и *Б*. Возможно, это свидетельствует о том, что триба *Cynareae* — более древняя по сравнению с *Calenduleae* и *Heliantheae*. Кроме того, полученные данные позволяют наметить родственные связи по линии *Cynareae—Calenduleae—Heliantheae*.

Особый интерес, на наш взгляд, представляют данные об антигенной структуре главного глобулина трибы латуковых или цикориевых (род *Lactuca*). У глобулина *Lactuca sativa* имеется три антигенных детерминанты (*АГД*), общих с гелиантинином, две (*АГ*), общих с глобулином календулы, и только одна (*А*), общая с глобулином сафлора. Это свидетельствует о значи-

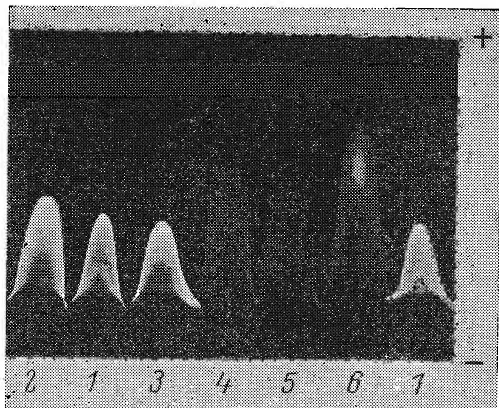


Рис. 3. Слитный ракетный иммуноэлектрофорез главных глобулинов из семян *Helianthus annuus* (*1*), *H. tomentosus* (*2*), *H. mollis* (*3*), *Calendula officinalis* (*4*), *Carthamus tinctorius* (*5*), *Lactuca sativa* (*6*).

Проявлено сывороткой на гелиантинин *H. annuus*. Концентрации глобулинов 1000 мкг/мл, сыворотки — 2 %.

тельной близости латуковых к гелиантовым, родстве их с календуловыми и отдаленности от цинаровых. Трибу цикориевых (*Cichorieae*) систематики выделяют в отдельное подсемейство *Cichorioideae*, а иногда даже и в ранг самостоятельного семейства. До последнего времени трибу цикориевых рассматривали как весьма удаленную от гелиантовых, а также и от других триб. Однако недавно в литературе появились данные, свидетельствующие о том, что цикориевые находятся ближе к другим группам семейства сложноцветных, и в частности к гелиантовым, чем считалось ранее (Wagenitz, 1976). Результаты настоящего исследования, а именно наличие у *Lactuca sativa* антигенных детерминант *Г* и *Д*, общих с подсолнечником, дают основания предполагать эволюционную связь между гелиантовыми и цикориевыми. Кроме того, особенности распределения антигенных детерминант на молекулах главного запасного белка в пределах семейства свидетельствуют о возможной связи между цикориевыми и календуловыми.

Авторы выражают благодарность В. Г. Конареву за постоянный интерес и внимание к работе и Э. Э. Егги за ценные советы и консультации при обсуждении результатов экспериментальной работы.

ЛИТЕРАТУРА

Beeke Б. Принципы, оборудование, реактивы. — В кн.: Руководство по количественному иммуноэлектрофорезу. М.: Мир, 1977, с. 11—42. — *Гаврилюк И. П., Губарева Н. К., Конарев В. Г.* Выделение, фракционирование и идентификация белков, используемых в геномном анализе культурных растений. — Тр. по прикл. бот., ген и сел., 1973, т. 52, вып. 1, с. 249—281. — *Егги Э. Э.* Иммунохимическое исследование глобулинов семян семейства *Fabaceae* Lindl. — В кн.: Хемосистематика и эволюционная биохимия высших растений. — Тез. докл. II Всес. совещ. М., 1982, с. 61—63. — *Егги Э. Э., Гаврилюк И. П.* Иммунохимическая специфичность главных глобулинов семян бобовых. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1979, т. 63, вып. 3, с. 145—156. — *Конарев В. Г.* Белки растений как генетические маркеры. — М.: Колос, 1983. 319 с. — *Bentham G.* Notes on the classification, history and geographical distribution of *Compositae*. — J. Lin. Soc. (Bot.), 1873, vol. 13, p. 335—577. — *Cronquist A.* Phylogeny and taxonomy of the *Compositae*. — Amer. Midl. Nat., 1955, vol. 53, N 2, p. 478—511. — *Cronquist A.* The *Compositae* revisited. — Brittonia, 1977, vol. 29, N 2, p. 137—240. — *Danielsson C. E.* Plant proteins. — An. Rev. Plant Physiol., 1956, vol. 7, p. 215—236. — *Jensen U., Penner R.* Investigation of serological determinants from single storage plant proteins. — Biochem. Syst. Ecol., 1980, vol. 8, N 2, p. 161—170. — *Jolles J., Schoentgen F., Jolles P. e. a.* Amino acid sequence and immunological properties of chacha-laca egg white lysozyme. — J. Mol. Evol., 1976, vol. 8, N 1, p. 59—78. — *Kloz I., Turkova V.* Legumin, vicilin and proteins similar to them in the seeds of some species of the Viciaceae family (a comparative serological study). — Biol. Plant., 1963, vol. 5, N 5, p. 29—40. — *Konarev V. G., Gavriljuk I. P.* Evolution and genetics of plant storage proteins. — Adh. Akad. Wiss. DDR. Abt. Math. Naturwiss. Techn., 1978, N 4, S. 167—176. — *Mao S. H., Chen B. Y.* Serological relationships of turtles and evolutionary implications. — Comp. Biochem. Physiol., 1982, B 71, N 2, p. 173—179. — *Matsuoka N., Hori S. H.* Immunological relatedness of hexose 6-phosphate dehydrogenase and glucose 6-phosphate dehydrogenase in echinoderms. — Comp. Biochem. Physiol., 1980, B 65, N 2, p. 191—198. — *Prager E. M., Welling G. W., Wilson A. C.* Comparison of various immunological methods for distinguishing among mammalian pancreatic ribonucleases of known amino acid sequence. — J. Mol. Evol., 1978, vol. 10, N 4, p. 293—307. — *Prager E. M., Wilson A. C., Osuga D. T., Feeney R. E.* Evolution of flightless land birds on southern continents: transferrin comparison shows monophyletic origin of ratites. — J. Mol. Evol., 1976, vol. 8, N 3, p. 283—294. — *Romero-Herrera A. E., Lehmann H., Castillo O. e. a.* Myoglobin of the orangutan as a phylogenetic enigma. — Nature, 1976, vol. 261, N 5556, p. 162—164. — *Schwenke K. D., Schultz M., Linow K.-J.* Isolierung und charakterisierung des 11S—globulins aus Sonnenblumensamen (*Helianthus annuus* L.). — Die Nahrung, 1975, 19 Jhg., Hf 9/10, S. 817—822. — *Stencamp D. J., Joubert F. J.* The microheterogeneity of amandin. — J. South Afr. Chem. Inst., 1967, vol. 20, p. 81—91. — *Wagenitz G.* Systematics and phylogeny of the *Compositae* (*Asteraceae*). — Plant Syst. Evol., 1976, vol. 125, N 1, p. 29—46. — *Wallace D., Boulter D.* The sequence-immunology correlation among higher plant plastocyanins. — Phytochemistry, 1976, vol. 13, N 10, p. 831—835.

Всесоюзный институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова,
Ленинград.

Получено 23 IV 1984

УДК 582.594.2 (470.333) Бот. журн., т. 70, № 8

П. З. Босек

О РАСПРОСТРАНЕНИИ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *ORCHIDACEAE* В БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ

P. Z. BOSSEK. ON THE DISTRIBUTION OF THE *ORCHIDACEAE* SPECIES IN THE BRYANSK REGION

Сообщаются данные специальных наблюдений 1978—1982 гг. о встречаемости видов сем. *Orchidaceae* в Брянской обл.

Богатейшее по видовому составу сем. *Orchidaceae*, по новейшим сводкам объединяющее 800 родов и 30 000 видов (Брежнев и др., 1982), в северных широтах представлено весьма скромно. Во всем регионе Средиземноморья встречается всего около 150 видов орхидей, примерно столько же насчитывается во всей Северной Америке (Фукарек и др., 1982). На обширной территории СССР произрастает только около 142 видов орхидей, принадлежащих к 51 роду (Денисова, Вахрамеева, 1977), из числа которых для европейской части СССР приводятся лишь 44 вида («Флора европейской части СССР», 1976).

В Брянской обл. отмечено 35 видов орхидей из 18 родов. Относительно большое для территории области число видов орхидных, а также отмечавшееся в прошлом большое их обилие в составе различных фитоценозов обусловлены природными особенностями края. Наряду с климатом и почвами сохранению орхидных весьма благоприятствовало наличие здесь огромного лесного массива, сыроватых лугов и низинных болот в долинах многочисленных небольших рек, очень часто перекрывавшихся плотинами водяных мельниц.

За весь период изучения растительного мира Брянской обл. документально подтверждено произрастание на ее территории следующих видов семейства орхидных.[1]

Cypripedium calceolus L.
C. macranthon Sw.
C. guttatum Sw.
Hammarbya paludosa (L.) O. Kuntze
Malaxis monophyllos (L.) Sw.
Liparis loeselii (L.) Rich.
Corallorhiza trifida Chatel.
Listera ovata (L.) R. Br.
L. cordata (L.) R. Br.
Neottia nidus-avis (L.) Rich.
Goodyera repens (L.) R. Br.
Epipactis palustris (L.) Crantz
E. helleborine (L.) Crantz
E. atrorubens (Hoffm. ex Bernh.) Schult.
Cephalanthera longifolia (L.) Fritsch
C. rubra (L.) Rich.
Epipogium aphyllum (F. W. Schmidt) Sw.
Herminium monorchis (L.) R. Br.
Coeloglossum viride (L.) C. Hartm.
Neottianthe cucullata (L.) Schlechter
Gymnadenia odoratissima (L.) Rich.
G. conopsea (L.) R. Br.
Platanthera bifolia (L.) Rich.
P. chlorantha (Cust.) Reichenb.
Orchis mascula L.
O. ustulata L.
O. militaris L.
O. coriophora L.
Dactylorhiza sambucina (L.) Soó
D. incarnata (L.) Soó
D. cruenta (O. F. Muell.) Soó
D. maculata (L.) Soó
D. fuchsii (Druce) Soó
D. baltica (Klinge) Orlova
D. majalis (Reichenb.) P. F. Hunt et Summerhayes

Этот список составлен на основании работ ботаников, изучавших флору Брянской обл. (Lindemann, 1850; Рупрехт, 1866; Рогович, 1869; Regel, 1872; Пачоский, 1900; Святский, 1905; Хитрово, 1910, 1925; Виноградов, 1937; Гроздов, 1961а, б, и др.). Учтены также многолетние личные наблюдения автора, частично опубликованные (Босек, 1975, 1982) и сделанные за последние годы.

В некоторых из указанных работ дореволюционного периода содержатся сведения, свидетельствующие о большой распространенности отдельных видов

[1] Латинские названия растений приводятся по С. К. Черепанову (1981).

орхидных на территории области в прошлом. Так, например, В. Н. Хитрово (1910) сообщает, что *Cipripedium macranthon* в Трубчевском уезде, в окрестностях с. Пролысова и в Карачевском уезде, близ с. Шаблыкино (ныне в составе Орловской обл.) произрастает в изобилии. Об этой же ныне чрезвычайно редкой в области орхидее писали Ф. И. Рупрехт (1866), наблюдавший ее вблизи с. Красный Рог Трубчевского уезда, и И. Ф. Шмальгаузен (1886), отмечавший находки в Стародубском и Мглинском уездах.

В указанной выше работе Хитрово приводит интересные сведения о ряде других орхидных: *Malaxis paludosa* в изобилии произрастает на огромном болотном массиве Пальцо Карачевского уезда; в достаточном количестве в окрестностях с. Навля найдены *Cypripedium guttatum*, *Cephalanthera longifolia*, *Corallorhiza trifida*.

Оценивая богатые местонахождения *Cypripedium macranthon* — вида, мало известного тогда в других местах Средней России, Хитрово писал (1910 : 172): «В нашей области — это островной участок распространения, изолированный, лежит градусов на 15 к западу от главного ареала, что придает растению характер реликта». Подчеркивая разнообразие орхидных в области, Б. В. Гроздов (1961а : 4) подтвердил оценку Хитрово: «Брянскую область можно назвать большим островом орхидных».

Почти все виды орхидных весьма резко реагируют на антропогенные воздействия: осушительную и химическую мелиорацию земель, сплошные рубки леса, уплотнение лесной подстилки вытаптыванием, сборы растений с повреждением подземных частей и т. д., поэтому в настоящее время наблюдается заметное и быстрое снижение численности орхидных в фитоценозах. Для сбережения исчезающих растений в ряде стран все орхидеи взяты под государственную охрану (ГДР, Япония, Чехословакия и др.). В «Красную книгу СССР» (1978) включено 35 видов орхидей, больше, чем представителей любого другого семейства флоры. В Брянской обл. к числу охраняемых растений отнесено 18 видов орхидных (Босек, 1982).

Со времени опубликования сведений об орхидных Брянской обл. в разные годы дореволюционного периода прошло 50—100 лет, в течение которых чрезвычайно возросли антропогенные воздействия на природу. Чтобы выявить изменения частоты встречаемости и обилия орхидных в различных фитоценозах за истекшие годы, получить представления о нынешнем реальном распространении в области этих растений, в 1978—1982 гг. мы провели специальные обследования, пройдя 16 маршрутов общей протяженностью более 300 км. Большинство маршрутов пролегало по территориям наиболее облесенных II и IV природно-хозяйственных районов области (Гроздов, 1961б): в лесхозах Брянском, Жуковском, Злынковском, Севском и в лесокомбинатах Дятьковском, Клетнянском, Навлинском, Гаваньском и Трубчевском. Мы посещали также окрестности упоминаемых в ботанической литературе сел — Пролысово, Навля, Олтухово, Роговичи, Шаблыкино и др.; урочища торфоразработок Пальцо и Теплое, многие места в Новозыбковском, Стародубском, Мглинском, Суражском, Комаричском районах. Наиболее детально обследована часть кварталов Карачижско-Крыловского лесничества Брянского р-на, где отмечено наибольшее разнообразие орхидных.

Численный, или поэкземплярный, учет особей в местонахождениях орхидных весьма трудоемок и не всегда позволяет получить вполне достоверные результаты, поэтому, заведомо идя на снижение информативности данных, мы отказались от пересчета особей в том или ином местонахождении. Частоту встречаемости вида условно характеризовали суммарным числом мест наблюдения его по всем маршрутам, независимо от количества растений, замеченных в данном пункте. За отдельные местонахождения принимали находки вида даже в единственном цветущем или плодоносящем экземпляре, если растение встречалось на расстоянии 1—2 км от ранее обнаруженного.

Как показали результаты обследования, численность орхидных в Брянской обл. резко снизилась. Причин этому немало — сплошные рубки лесов во время фашистской оккупации и в первые послевоенные годы, осушение всех крупных болотных массивов для промышленной разработки торфяных залежей (Пальцо, Теплое, Кажановское, Чистое и др.), мелиорация очень

многих небольших низинных болот по долинам речек и ручьев, не всегда умелое применение минеральных удобрений и ядохимикатов и т. п. Губительными для некоторых орхидей являются нерегулируемые сборы их в местах повышенной рекреационной нагрузки.

В итоге неблагоприятного воздействия всего комплекса антропогенных факторов многие виды орхидных стали большой редкостью брянской флоры. К ним в первую очередь относятся некоторые луговые орхидеи, которые и при специальном поиске были обнаружены лишь единично: *Dactylorhiza sambucina*, *Orchis coriophora*, *Gymnadenia odoratissima*. Даже в местах, ранее очень богатых представителями *Cypripedium macranthon*, *C. guttatum* (Пролысово, Олтухово, Красный Рог), с большим трудом удалось найти их только единичные экземпляры. Поиски *Malaxis monophyllos* в урочище Пальцо Карачевского р-на оказались тщетными. В Стародубском р-не не было найдено ни одного экземпляра *Orchis ustulata*.

Учитывая общее число мест наблюдения видов орхидных на всех маршрутах обследования, встречающиеся ныне в Брянской обл. орхидные условно можно подразделить на следующие три группы:

1. Мест наблюдения вида 20 и более. Такие орхидеи встречаются отдельными особями, изредка малочисленными группами в лесных и луговых фитоценозах почти по всем районам области. Реальной угрозы исчезновения для них сейчас нет, хотя обилие в составе фитоценозов обычно везде характеризуется только показателем «un».

	Мест наблюдения		Мест наблюдения
Platanthera bifolia — более	50	*Dactylorhiza cruenta*	21
Listera ovata »	50	*Epipactis helleborine*	27
Dactylorhiza fuchsii »	50	*E. palustris*	20
D. maculata »	50	*Neottia nidus-avis*	22
D. incarnata	46		

2. Мест наблюдений меньше 10. Представители этой группы видов в большинстве имеют яркие привлекательные соцветия и особенно страдают от сбора их населением. Почти все они отнесены к редким и включены в список охраняемых растений Брянской обл. (Босек, 1982)

Cypripedium calceolus	5	*Goodyera repens*	8
C. macranthon	2	*Gymnadenia conopsea*	9
C. guttatum	2	*Neottianthe cucullata*	6
Cephalanthera rubra	7	*Platanthera chlorantha*	10
C. longifolia	3	*Orchis militaris*	7
Coeloglossum viride	3	*Dactylorhiza baltica*	4
Epipactis atrorubens	4		

3. Мест наблюдений не более 5. В этой группе преобладают виды, снижение численности которых происходит из-за интенсивного изменения экологических условий местообитания (осушение болот и лугов, ухудшение качества водотоков в долины малых рек и ручьев, перевыпас скота на луговых угодьях и др.). Сюда же отнесены и лишенные зеленой окраски малозаметные орхидеи-сапрофиты, имеющие цветки бледной окраски и поэтому легко просматриваемые при обследованиях,

Hammarbya paludosa	2	*Gymnadenia odoratissima*	1
Malaxis monophyllos	3	*Orchis mascula*	3
Corallorhiza trifida	3	*O. ustulata*	2
Epipogium aphyllum	2	*O. coriophora*	4
Herminium monorchis	5	*Dactylorchiza sambucina*	1
Listera cordata	2	*D. majalis*	4

Местонахождения почти всех видов орхидей характеризуются большой территориальной разобщенностью и весьма ограниченным, нередко единичным

числом особей. Это обстоятельство затрудняет охрану орхидных, так как для большинства мест их произрастания не могут быть созданы специальные заказники, поэтому действенная охрана орхидных, как и надежное решение других вопросов охраны растительного мира области, по-видимому, станут возможными лишь с утверждением уже разработанного проекта заповедника «Трубчевский». Для него намечен крупный массив леса Брянской обл. по течению р. Неруссы, типичный по составу и хорошо сохранившийся, расположенный в Трубчевском и Суземском районах.

В настоящее время в Брянской обл. самое большое естественное сосредоточение орхидных сохранилось в Карачижско-Крыловском лесничестве, входящем в учебно-опытный лесхоз Брянского технологического института. Об орхидеях в этом лесничестве писал Гроздов (1961а), и по его рекомендации в 1972 г. там был выделен заказник на площади 4 га.

По нашим наблюдениям, интерес представляет не только площадь намеченного заказника, но и вся территория лесничества. Хотя и редко, но в Карачижско-Крыловском лесничестве еще и сейчас с большей вероятностью, чем в других местах области, можно встретить многие виды орхидных: *Cypripedium calceolus*, *Cephalanthera rubra*, *C. longifolia*, *Gymnadenia conopsea*, *Neottianthe cucullata*, *Epipactis helleborine*, *E. atrorubens*, *Listera ovata*, *L. cordata*, *Platanthera bifolia*, *P. chlorantha*, *Malaxis monophyllos*, *Epipogium aphyllum*, *Corallorhiza trifida*, *Neottia nidus-avis*, *Dactylorhiza maculata*, *D. fuchsii*, *Orchis militaris* и др.

Такому обилию орхидных в названном лесничестве благоприятствуют сохранившиеся насаждения разных типов сосны, ели и лиственных пород. Хорошее развитие орхидей здесь обеспечивают разнообразные типы богатых почв, сформированных на палеогеновых и верхнемеловых породах (глауконитовые пески с фосфоритами, мергели с прослойками глин, известняковый рухляк и т. п.).

Собранные растения находятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, а их дублеты хранятся в Брянском сельскохозяйственном институте. За проверку определений гербария и ценные советы в работе выражаю глубокую благодарность куратору сектора европейской части СССР Гербария БИНа АН СССР Н. Н. Цвелеву.

ЛИТЕРАТУРА

Босек П. З. Растения Брянской области. Брянск: Приок. кн. изд-во, 1975. 464 с. — *Босек П. З.* Раздел 2. Растения. — В кн.: Редкие и охраняемые животные и растения Брянской области. Брянск: Приок. кн. изд-во, 1982, с. 133—185. — *Брежнев Д. Д., Коровина О. Н., Дорофеев В. Ф., Коровин А. И.* Человек и мир растений / Под ред. Д. Д. Брежнева. М.: Колос, 1982. 303 с. — *Виноградов И. С.* Новые материалы к флоре Западной области. — Тр. Новозыбк. пед. ин-та. Смоленск: Запгиз, 1937, с. 131—153. — *Гроздов Б. В.* Из мира орхидных Брянской области. — В кн.: Брянский краевед, № 2—3. Брянск: Брянский рабочий, 1961а, с. 3—11. — *Гроздов Б. В.* Растительные богатства Брянщины, их охрана и использование. Брянск: Брянский рабочий, 1961б. 22 с. — *Денисова Л. Е., Вахрамеева М. Г.* Орхидные СССР и вопросы их охраны. — В кн.: Научные основы охраны природы. Вып. 5. М., 1977, с. 86—101. — *Красная* книга СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 460 с. — *Пачоский И. К.* Флора Полесья и прилежащих местностей. — Тр. СПб. общ-ва естествоиспыт., 1900, т. 30, с. 1—103. — *Рогович А. С.* Обозрение семенных и высших споровых растений, входящих в состав флоры губерний Киевского учебного округа Волынской, Подольской, Киевской, Черниговской и Полтавской. Киев, 1869. 308 с. — *Рупрехт Ф. И.* Геоботанические исследования о черноземе. — Зап. Акад. наук, 1866, т. 10, прилож. 6, с. 1—131. — *Святский Д. И.* Очерк растительности Севского уезда Орловской губернии. — Матер. к познанию природы Орл. губ., № 3, Киев, 1905, с. 1—33. — *Флора* европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1976. 236 с. — *Фукарек Ф., Мюллер Г., Шустер Р.* Растительный мир Земли. Т. 1. М.: Мир, 1982. 136 с. — *Хитрово В. Н.* Важнейшие находки и наблюдения исследователей за 1907—1910 гг. — Изд-во Общ-ва для исследования природы Орл. губ., 1910, вып. 2, с. 157—185. — *Хитрово В. Н.* Растительность. — В кн.: Природа Орловского края. Орел., 1925, с. 261—410. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шмальгаузен И. Ф.* Флора юго-западной России. Киев. 1886. 783 с. — *Lindemann E.* Prodromus florarum Tschernigovianae, Mohilevianae, Minskianae nec non Grodnovianae. — Bul. Soc. Nat. Moscou, 1850, t. 23, N 4, p. 446—457. — *Regel A.* Botanische excursionen im Waldai und an der Ostgraenze des Gouvernements Tschernigow. — Bul. Soc. Nat. Moscou, 1872, t. 45, N 2, p. 420—428.

Брянский сельскохозяйственный институт. Получено 19 XII 1983.

УДК 581.543 (235.216) Бот. журн., т. 70, № 8

Ю. С. Лынов

СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ В СРЕДНЕГОРЬЕ И ВЫСОКОГОРЬЕ ЗАПАДНОГО ТЯНЬ-ШАНЯ: ФАКТОРЫ И ТЕМПЫ

YU. S. LYNOV. SEASONAL DEVELOPMENT OF PLANTS IN THE MIDDLE- AND HIGH-ELEVATION AREAS OF THE WESTERN TIAN-SHAN: FACTORS AND RATES

Установлены зависимости между сезонным развитием растений и факторами внешней среды на основе материалов фенологических наблюдений, собранных в Сары-Челекском (1966—1974 гг.) и Чаткальском (1976—1984 гг.) заповедниках. Проведены двухфакторный и однофакторный дисперсионные анализы. Выявлено влияние эндогенных причин на сезонное развитие растений по величине разногодичных колебаний в сроках фенологических фаз; охарактеризованы темпы развития растений в субсезонах по величине интерквартильной области кривой накопления частот.

Исследование внешних условий, выяснение соотношения внутренних и внешних факторов и темпов развития растений в различные сезоны вегетационного периода являются ключевыми в фитофенологии. От их знания зависит возможность успешного решения задач периодизации годичного круга развития природы, фенопрогнозирования и фенологической индикации различных природных явлений. Скорость изменения фенологического состояния растений — важный биоклиматический показатель в характеристике вида и местности, где произрастают эти растения (Батманов, 1949; Шиголев, 1957).

В настоящей работе на материалах наблюдений в Сары-Челекском и Чаткальском (Башкызылсайский участок) заповедниках (именуемых в дальнейшем для краткости Сары-Челек и Башкызылсай), расположенных соответственно на юго-восточном и западном макросклонах Чаткальского хребта, входящего в систему Западного Тянь-Шаня, на конкретных примерах показаны различия в темпах развития растений по сезонам и субсезонам вегетационного периода, выявлено соотношение внешних и внутренних факторов сезонного развития растений в зависимости от динамики внешних условий. В работе мы придерживаемся схемы высотной поясности растительности, разработанной для Западного Тянь-Шаня В. Н. Павловым (1980). Среди особенностей климата региона следует указать летне-осеннюю засуху, которая существенно влияет на сезонное развитие растительности. В Сары-Челеке по сравнению с одинаковыми высотными уровнями в Башкызылсае засуха начинается позже, условия увлажнения благоприятнее для развития растений и зима продолжительнее и более снежная. Климатические особенности двух сравниваемых районов обусловливают существенные различия в растительном покрове (Соколов, 1948; Павлов, 1980).

Темпы сезонного развития растений во многом определяются продолжительностью вегетационного периода. В частности, в альпийском поясе Западного Тянь-Шаня, где активная часть вегетационного периода по продолжительности не превышает 70 дней (Лынов, 1981а), сезонное развитие растений, распространенных в среднегорье и в высокогорье, носит форсированный характер. Продолжительность отдельных фенологических фаз, например цветения, является систематическим признаком: у представителей семейства лютиковых, цветущих весной, продолжительность фазы цветения короче, чем у сложноцветных, цветение которых приурочено преимущественно к летнему периоду.

В. А. Батманов (1967) для фенологической характеристики видов и экотопов предложил конкретный показатель — скорость перехода фенологической границы (межи) совокупностью особей вида. Накопление частот при переходе межи графически изображается огивой (рис. 1), интерквартильная область (время перехода в интервале 25—75 %) которой в наибольшей степени характеризует фенологически вид или экотоп (Батманов и др., 1967). В настоящей работе предпринята попытка использовать этот показатель для характеристики темпов сезонного развития растений. Продолжительность интерквартильной области, так же как и характер кривой накопления частот (угол наклона, ступенча-

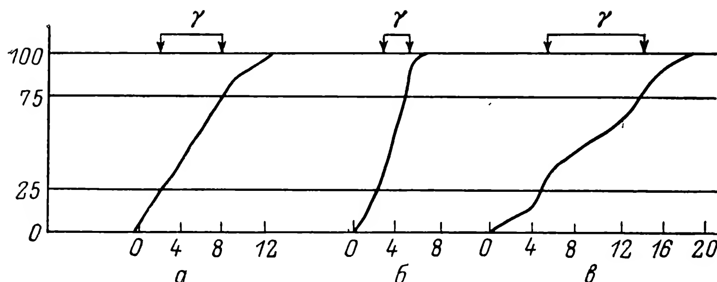


Рис. 1. Переход фенологической межи совокупностью особей одного вида в среднегорье Башкызылсая, 1983 г.

а — *Spiraea hypericifolia*, распускание почек; *б* — *Eremurus regelii*, зацветание; *в* — *Malus sieversii*, начало летнего листопада. *По оси абсцисс* — время от начала перехода, сут; *по оси ординат* — накопление частот, %, γ — продолжительность интерквартильной области, сут.

тость, протяженность начального и конечного пологих отрезков), специфичны для определенных экологических групп или феноритмотипов и субсезонов (Батманов, 1967).

Сезонное развитие растений большинство исследователей рассматривают как интегральное выражение взаимодействия между эндогенной ритмикой [1] и конкретными условиями внешней среды (Pavlovic, 1977; Булыгин, 1979). В свою очередь норма эндогенного воздействия на сезонную ритмику растений и животных находится под контролем внешних условий и гибко связана с изменениями климата (Дольник, 1977). Влияние эндогенных причин возрастает при движении с севера на юг (Шульц, 1970), а в горах — при движении из высокогорья к нижним высотным поясам (Наринян, 1974). Механизм эндогенной регуляции в большинстве случаев основан на фотопериодической реакции, что определяет разногодичную стабильность в сроках фенологических явлений, если они регулируются эндогенно. Показателями погодичной изменчивости в многолетних рядах фенологических наблюдений, а следовательно, и степени воздействия эндогенных причин на сезонное развитие растений служат средние квадратические отклонения σ: при небольшой разногодичной изменчивости σ принимает меньшие значения, и это указывает на преимущественное влияние эндогенных причин. Надо учитывать, что средние квадратические отклонения являются показателями не только стабильности, но и точности проведенных фенологических наблюдений (Нилов, 1980).

Из внешних факторов сезонного развития растений основным является термический, роль которого значительна в первую половину вегетации, а в условиях недостаточной теплообеспеченности — и в другие периоды. Ведущая роль термического фактора усложняется воздействиями других факторов внешней среды (влагообеспеченность, свет) и эндогенным фактором, в результате связь сезонного развития растений с условиями теплообеспеченности завуалирована и выявляется с трудом даже с помощью средств математической статистики (Шульц, 1979). В аридных районах в летние субсезоны определяющим фактором становится влагообеспеченность. При недостаточном увлажнении сокращается продолжительность вегетационного периода — общего или его активной части (Лынов, 1981а, 1982). Из фаз активной части вегетационного периода при недостатке влаги в воздухе и в почве ускоряется созревание плодов. Относительно влияния водного стресса — как недостатка, так и избытка почвенного и воздушного увлажнения — на прохождение фаз бутонизации и цветения однозначного мнения нет: отдельные исследователи (Томкус, 1965) указывают на тормозящее действие избытка влаги, J. Mott и A. McComb (1975) опытами в климатической камере не получили ускорения фаз бутонизации и цветения при повышенной сухости.

Подробная феноклиматическая характеристика сезонов и субсезонов по высотным поясам района исследований была дана в наших предыдущих работах (Лынов, 1981а, 1984б). В этой приводится лишь схема субсезонов и тенденции

[1] «Внутренние факторы, определяемые наследственно закрепленными эндогенными свойствами самого организма» (Шульц, 1981 : 107).

в изменении гидротермического режима. В среднегорье зима включает субсезон зимней консервации вегетирующих трав; весна — субсезоны начала вегетации и цветения древесных и кустарниковых растений; лето — субсезоны цветения травянистых растений и летнего листопада; осень — субсезоны осенней расцветки листьев, осеннего листопада и осенней вегетации травянистых растений (Лынов, 1984б). Весной сохраняется инерционное влияние термического режима зимы, он оказывается также определяющим фактором сезонного развития растений, поэтому при дальнейшем рассмотрении материала субсезоны весны и летний субсезон цветения трав объединены (табл. 1). В субсезон летнего листопада условия резко меняются: прекращаются дожди, влажность верхних горизонтов почвы падает до 5 % и ниже (от веса почвы), гидротермический коэффициент Г. Т. Селянинова (ГТК) — до минимальных значений 0.5—0, интенсивно накапливаются «балластные» температуры. При продолжающейся засухе в субсезон осенней расцветки листьев понижается уровень температур, особенно ночных, существенно укорачивается день, и к концу субсезона с первыми дождями значение ГТК поднимается до 1.0 (в расчете на полумесячные периоды). С прекращением летне-осенней засухи условия во второй субсезон осени — осеннего листопада — резко меняются: при дальнейшем снижении теплообеспеченности улучшаются условия увлажнения, так как начинаются затяжные осенние дожди, значение ГТК в этом субсезоне повышается до 3—4.

Схема сезонности в высокогорье упрощена: весна, лето, осень, зима (Лынов, 1981а). Основным фактором, определяющим сезонное развитие растений, является теплообеспеченность. В высокогорье отмечается возрастание притока тепла от весны к середине лета с последующим его снижением.

В условиях среднегорного пояса в исследуемых районах основным фактором сезонного развития в первую половину вегетации (субсезоны начала вегетации, цветения древесных и кустарниковых растений, цветения травянистых растений) является термический, что подтверждается корреляцией фенодат с суммами активных температур. Так, распускание почек у кустарника *Exochorda tianschanica* в среднегорье Сары-Челека приходилось на 29 марта (средний за 8 лет срок — табл. 1), соответствующая этой фенологической фазе сумма активных температур, отсчитываемая от 0 °С, в среднем была равна 72°, коэффициент корреляции $r=0.48$. Значения ГТК в первую половину вегетации в среднегорье Башкызылсая постепенно снижаются — от 5—3 в апреле до 1.2—0.7 в июне (в расчете на полумесячные периоды). Особенно быстро падало значение ГТК в субсезон цветения травянистых растений. Определенное воздействие на разногодичную изменчивость в сроках фенологических фаз в начальный период вегетации оказывают условия прошедшей зимы, в основном через мощность снежного покрова, сроки таяния и полного схода которого влияют на прохождение первых весенних фенологических фаз, особенно у микротермных травянистых растений (Canaday, Fonda, 1974; Emerick, Webber, 1982). Влияние отрицательных температур в суровую зиму, так же как и утилизация тепловых ресурсов в мягкую зиму, при последующем развитии растений весной не проявляются (Лынов, 1980).

В табл. 2 приведены фенодаты, использованные в двухфакторном дисперсионном анализе — по факторам «термический режим января» и «термический режим марта». В табл. 2, 3, 4, 7 указаны результаты дисперсионного анализа, выполненного по методике, изложенной в пособии Э. В. Ивантера (1979): рассчитаны показатели влияния η^2 организованных факторов. Для всех видов растений, указанных в каждой из этих таблиц, составлялся общий дисперсионный комплекс. При подборе видов растений для дисперсионного комплекса учитывался вывод В. А. Батманова (1949) об одинаковой фенологической реакции видов, принадлежащих к различным систематическим группам: для комплекса отбирались безошибочно фиксируемые фенологические фазы, так как при определении некоторых из них на среднем результате многолетних наблюдений сказывается большая систематическая ошибка, порождаемая субъективными причинами.

Из табл. 2 следует, что на разногодичные колебания сроков ранневесенних фенологических фаз кустарников в значительной мере (36 %) влияют условия теплообеспеченности ранней весны, влияние же термического режима

ТАБЛИЦА 1

Показатели сезонного развития растений в первую половину вегетации в среднегорье Чаткальского и Сары-Челекского заповедников

Вид	Фенологическая межа	Башкызылсай, 1977—1983 гг.			Сары-Челек, 1967—1974 гг.	
		A	σ	γ	A	σ
Crocus alatavicus Regel et Semen.	Зацветание	22 II	18.3	9	1 III	8.5
Exochorda tianschanica Gontsch.	Распускание почек	Не произрастает			29 III	4.8
Eranthis longistipitata Regel	Зацветание	—	—	—	28 III	7.8
Spiraea hypericifolia L.	Распускание почек	20 III	8.7	6	3 IV	8.5
Prunus sogdiana Vass.	Зацветание	5 IV	3.5	3	15 IV	6.4
Malus sieversii (Led.) M. Roem.	»	18 IV	4.1	4	25 IV	4.2
Juglans regia L.	»	21 IV	4.6	3	2 V	3.3
Crataegus turkestanica A. Pojark.	»	30 IV	5.5	2	15 V	3.9
Eremurus regelii Vved.	»	1 V	2.1	2	—	—
Eremurus fuscus (O. Fedtsch.) Vved.	»	Не произрастает			22 V	2.3
Rosa canina L.	»	16 V	1.8	2	31 V	5.3
Eremurus regelii	Окончание цветения	22 V	3.8	4	—	—
E. fuscus	То же	Не произрастает			10 VI	2.5
Inula macrophylla Kar. et Kir.	Зацветание	28 V	1.7	4	10 VI	4.1
Origanum tyttanthum Gontsch.	»	13 VI	3.5	5	22 VI	4.0
Vicia tenuifolia Roth.	Окончание цветения	—	—	—	22 VI	3.2
Centaurea squarrosa Willd.	Зацветание	13 VI	4.8	8	10 VII	6.4
Eremurus fuscus	Отпад надземной части	Не произрастает			24 VII	5.8
Eremostachys speciosa Rupr.	То же	7 VI	3.3	11	29 VII	5.8
Ferula tenuisecta Eug. Kor.	» »	17 VI	3.4	13	Не произрастает	

Примечание. Здесь и в табл. 5 и 6: *А* — средняя дата, σ — среднее квадратическое отклонение, γ — продолжительность интерквартильной области в сутках. Использованы материалы наблюдений с пробных площадей, заложенных на высоте 1200 м над ур. м., на склонах южной экспозиции приведены результаты подсчетов интерквартильных областей (γ) в 1982—1984 годах. Прочерк (тире) в графах означает отсутствие наблюдений.

ТАБЛИЦА 2

Влияние термических режимов января и марта на ранневесеннее развитие растений в среднегорном поясе Башкызылсая (двухфакторный дисперсионный анализ)

Год	Термический режим		Дисперсионный комплекс по фенофазам		
	января	марта	распускание почек *Spiraea hypericifolia*	зацветание *Amygdalus spinosissima Bunge*	зацветание *Prunus sogdiana*
1977	Холодный	Теплый	16 III	28 III	2 IV
1982	Теплый	Холодный	20 III	6 IV	8 IV
1983	»	Теплый	7 III	29 III	2 IV
1984	Холодный	Холодный	4 IV	15 IV	18 IV

$n=3$, $N=12$ (промежуточные расчеты опущены)

$\eta^2_{янв}=0.10$ (10 %) $\eta^2_{март}=0.36$ (36 %)
$F=1.6$ $F=5.7$ $F_{табл}=5.3$ при $P > 0.95$

Примечание. Оба фактора — «термический режим января» и «термический режим марта» представлены двумя градациями: январь холодный (среднемесячная температура воздуха —4.5÷—5.7 °C), январь теплый (+0.5÷+0.1 °C); март холодный (+2.3÷+3.1 °C), март теплый (+4.5÷+8.1 °C). В 1984 г. отмечено смещение температурного минимума с января на первую половину февраля — учтен термический режим периода с 15 января по 15 февраля.

зимы статистически недостоверно. В бесснежных экотопах на выход растений из состояния зимнего покоя, как органического, так и вынужденного, влияет термический фактор (Кузина, 1974; Федоров, 1976; Онипченко, 1983).

Воздействие эндогенных причин сезонного развития возрастает к концу весны, что выражается в стабилизации сроков поздневесенних и раннелетних (до середины июня) фенофаз — значения σ имеют тенденцию к уменьшению (табл. 1). Небольшие разногодичные колебания в фазах окончания цветения *Vicia tenuifolia*, *Eremurus regelii*, *E. fuscus* указывают на повышенное воздействие эндогенных причин в связи с наступающей через 4—5 недель засухой (в Сары-Челеке засуха начинается в конце июля, в Башкызылсае — в середине июня), к началу которой мезофиты (вика) и гемиэфемероиды (эремурусы) должны в основном завершить сезонное развитие надземной части или хотя бы плодосозревание. При обеспеченности влагой растениям более выгоден сдвиг фазы цветения на поздний период с удлиненным световым днем (Шульц, 1970), что и подтверждается при сравнении ритмики растений в среднегорье Сары-Челека и Башкызылсая (табл. 1). На сезонное развитие эфемероидов и гемиэфемероидов, в частности на сроки окончания их вегетации, определяющее воздействие оказывают условия влагообеспеченности (Маркова, 1966), что также видно из сравнения по фазе отпада надземной части *Eremostachys speciosa* (табл. 1) из двух местообитаний, различающихся по условиям увлажнения.

Темпы сезонного развития растений также возрастают — продолжительность интерквартильной области уменьшается — от субсезона начала вегетации до субсезона цветения травянистых растений включительно (середина июня), а для некоторых растений скорость прохождения репродуктивных фенофаз (цветение, плодосозревание) остается высокой до начала засухи. В отличие от них фазы отмирания и отпада надземной части травянистых растений характеризуются низкими темпами (табл. 1). Темпы сезонного развития растений ускоряются в более засушливых условиях Башкызылсая, а разногодичные колебания в сроках фенологических фаз здесь несколько меньше, чем в Сары-Челеке, что говорит в пользу лучшей подготовки растений к летней засухе и более значительного влияния эндогенных причин в субсезон цветения травянистых растений.

Из табл. 3 следует, что влияние засухи оказалось существенным (41 %) и достоверным в фенологических фазах угасания (побурение листьев, отпад надземной части травянистых растений). Засуха, как известно, представляет собой сочетание иссушения и прогревания (Утешев, 1972), и в данном случае на окончание активной и общей вегетации растений воздействуют ускоряюще как высокие — «балластные» — температуры, так и недостаточная влагообеспеченность. В репродуктивных фазах избыточная теплообеспеченность воз-

ТАБЛИЦА 3

Влияние начала летней засухи на сезонное развитие растений в среднегорье Башкызылсая (однофакторный дисперсионный анализ)

Вид	Фенологические фазы	Дисперсионные комплексы по фенофазам: окончание дождей, 1 VI 1980	16 VI 1978
	Фенологические фазы угасания		
Ferula tenuisecta	Отпад надземной части	5 VI	15 VI
Eremurus sogdianus (Regel) Franch.	То же	5 VI	21 VI
Bromus tectorum L.	» »	8 VI	22 VI
Lonicera altmannii Regel et Schmalh.	Начало летнего побурения листьев	17 VI	7 VII
Spiraea hypericifolia	То же	25 VI	12 VII
	$n=5$, $\eta^2=0.41$ (41 %), $F=5.6$, $F_{табл}=5.3$ при $P>0.95$		
	Репродуктивные фенологические фазы		
Amygdalus spinosissima	Начало созревания плодов	23 VI	22 VI
Cerasus erythrocarpa Nevski	То же	19 VI	23 VI
Ziziphora pedicellata Pazij et Vved.	Зацветание	12 VI	15 VI
Centaurea squarrosa	»	13 VI	10 VI
Origanum tyttanthum	»	14 VI	17 VI
	$n=5$, $\eta^2=0.02$, $F=0.16$, $F_{табл}=5.3$ при $P>0.95$		

действует тормозяще или нейтрально, в результате этого влияние засухи не выражено (табл. 3).

В субсезон летнего листопада значение термического фактора в сезонном развитии растений продолжает падать — в фазах цветения и плодосозревания связь с суммами положительных температур статистически недостоверна. Так, если перед засухой в условиях среднегорья Башкызылсая в фазе начала созревания плодов *Lonicera altmannii* (25 V) коэффициент корреляции зависимости сроков плодосозревания с суммами активных температур (от 5 °C) $r=0.62$ при $t=3.8$, то в разгар засухи в той же фазе у *Celtis caucasica* понижается — $r=0.48$ при $t=1.5$, т. е. малодостоверен. Комплексное влияние условий тепло- и влагообеспеченности в период засухи анализировалось в фазах плодосозревания в среднегорье Башкызылсая в 1977 и 1981 гг., в фазах угасания — в среднегорье Сары-Челека в 1972 и 1973 гг. (табл. 4). Как в начале, так и в разгар засухи ее воздействие проявляется в фенофазах угасания (38 %) и недостоверно в фенофазе плодосозревания. В условиях повышенного почвенного увлажнения влияние засухи в воздухе сглаживается: летний листопад деревьев и кустарников, отпад надземной части травянистых растений отодвигается на более поздние сроки, что отмечается и в сходных по климатическим условиям Чилийских Андах (Hoffmann, Walker, 1980). Дожди, аномальные для августа, действуют по-разному: кратковременные не вносят изменений в общую картину угасания (Лынов, 1984а), но от затяжных дождей, которые в иные годы случаются в Сары-Челеке, сроки отпада надземной части гемиэфемероидов (*Prangos pabularia* Lindl.) сдвигаются на более позднее время, хотя и не коррелирующее со сдвигом погодных условий (Лынов, 1980). Закладка генеративных органов будущего года в почках приурочена к субсезону летнего листопада и регулируется фотопериодом (Jones, 1978; Nilsen, Muller, 1982). В субсезон летнего листопада темпы сезонного развития низки и могут сравниться с таковыми в субсезон начала вегетации (табл. 5). Растительность в этот субсезон испытывает депрессию (Соколов, 1948).

В следующий субсезон — осенней расцветки листьев — разногодичные колебания в фазах осенней расцветки листьев и начала осеннего листопада незначительные: средние квадратические отклонения σ, как и в сезон цветения тра-

ТАБЛИЦА 4

Влияние засухи на сезонное развитие растений (однофакторный дисперсионный анализ)

Вид	Фенологические фазы	Дисперсионные комплексы по фенофазам. Фактор засухи: жесткая засуха	лето с дождями
Репродуктивные фенофазы, среднегорный пояс Башкызылсая			
Acer semenovii Rgl. et Herd.	Начало созревания плодов	1 VIII	5 VIII
Rosa canina	То же	5 VIII	9 VIII
Celtis caucasica Willd.	» »	13 VIII	31 VIII
Crataegus turkestanica	» »	14 VIII	26 VIII
Crataegus pontica C. Koch.	» »	28 VIII	7 IX
$n=5$, $\eta^2=0.17$, $F=1.6$, $F_{табл}=5.3$ при $P>0.95$			
Фенофазы угасания, среднегорный пояс Сары-Челека			
Eremostachys speciosa	Отпад надземной части	14 VII	30 VII
Eremurus fuscus	То же	24 VII	3 VIII
Crupina oligantha Tschern.	» »	24 VII	9 VIII
Potentilla moorcroftii Wall.	» »	26 VII	14 VIII
Hordeum bulbosum L.	» »	5 VIII	22 VIII
Aegilops cylindrica Host.	» »	13 VIII	26 VIII
$n=6$, $\eta^2=0.38$ (38 %), $F=6.2$, $F_{табл}=5.0$ при $P>0.95$			

Примечание. Фактор засухи представлен в двух градациях: «жесткая засуха» — лето без дождей, ГТК за период 15 VI—31 VIII равен нулю; «лето с дождями» — сумма осадков за этот же период равна 20—150 мм, ГТК — 0.3—0.7.

вянистых растений, небольшие (табл. 6), что говорит о возросшем влиянии эндогенных причин. На определяющее значение эндогенного фактора на сезонное развитие в начале осени указывают исследователи в других районах (Елагин, 1963; Шульц, 1970; Anderson, 1974, и др.). В Сары-Челеке отмечена тесная связь между сроками начала осенней расцветки окрашивания листьев *Juglans regia* и ночными понижениями температур воздуха до +8÷+10 °С — $r=0.87$ при $t=2.1$ (Лынов, 1984а). Однофакторный дисперсионный анализ показал значительное влияние фактора «минимальные температуры воздуха» в условиях среднегорья Сары-Челека (табл. 7) и отсутствие такого влияния в Башкызылсае, где разногодичные колебания внешних условий в последнюю декаду августа, так же как и в период летней засухи (табл. 4), не достигают больших значений, а осенняя расцветка листьев выражена не так ярко, как в Сары-Челеке (Лынов, 1984а).

Для субсезона осенней расцветки листьев характерны высокие темпы сезонного развития, т. е. дружное наступление фенофаз, но в следующем субсезоне — осеннего листопада — темпы наступления фенофаз снижаются (табл. 6), хотя интенсивность самих фаз угасания (окрашивание листьев, листопад) возрастает во вторую половину осени.

Во второй субсезон осени — осеннего листопада — в районах с теплообеспеченной осенью (Башкызылсай) в среднегорном поясе начинается осенняя вегетация травянистых растений: летне-зимнезеленых, озимых эфемероидов и гемиэфемероидов. Развитие в субсезон осенней вегетации травянистых растений зависит в основном от термических условий, хотя толчком к началу осенней вегетации служат первые затяжные осенние дожди (Лынов, 1981б). Возрастают разногодичные колебания: в условиях среднегорья Башкызылсая в фазе возобновления вегетации *Poa bulbosa* L. $\sigma=14$ сут, что обусловлено колебаниями в сроках первого осеннего дождя и биологическими свойствами мятлика. Темпы сезонного развития растений в субсезон осенней вегетации травянистых растений замедляются — продолжительность интер-

ТАБЛИЦА 5

Показатели сезонного развития растений в субсезон летнего листопада в среднегорных поясах Башкызылсая и Сары-Челека

Вид	Фенологическая фаза (межа)	Башкызылсай, 1976—1983 гг.			Сары-Челек, 1966—1973 гг.	
		A	σ	γ	*A*	σ
Abelia corymbosa Regel et Schmalh.	Начало созревания плодов	Не произрастает			2 VIII	7.0
Exochorda tianschanica	Начало летнего побурения листьев	То же			6 VIII	5.8
Lonicera altmannii	Начало летнего листопада	28 VI	7.9	6	Не произрастает	
Lonicera lanata Pojark.	То же	Не произрастает			13 VIII	3.6
Spiraea hypericifolia	» »	3 VII	6.3	4	21 VIII	5.3
Eremurus sogdianus	Отпад надземной части	8 VII	5.7	7	Не произрастает	
Prunus sogdiana	Начало созревания плодов	17 VII	5.3	9	6 VIII	10.1
Malus sieversii	То же	20 VII	6.0	9	5 VIII	10.1
Origanum tytthanthum	Окончание цветения	29 VII	8.7	11	7 IX	10.7
Malus sieversii	Начало летнего листопада	18 VIII	9.4	9	20 VIII	7.5
Salvia sclarea L.	Отпад надземной части	19 VIII	5.5	9	29 VIII	6.1
Haplophyllum latifolium Kar. et Kir.	То же	22 VIII	11.7	13	—	—

ТАБЛИЦА 6

Показатели сезонного развития растений осенью в среднегорных поясах Башкызылсая и Сары-Челека

Вид	Фенологическая фаза (межа)	Башкызылсай, 1976—1983 гг.			Сары-Челек, 1966—1973 гг.	
		A	σ	γ	*A*	σ
	Субсезон осеннего расцвечивания листьев					
Prunus sogdiana	Начало осеннего расцвечивания листьев	1 IX	3.7	4	1 IX	4.0
Juglans regia	То же	1 IX	3.1	3	3 IX	3.5
Armeniaca vulgaris Lam.	» »	3 IX	5.3	2	20 IX	3.9
Crataegus pontica	Начало созревания плодов	10 IX	4.0	3	20 IX	4.2
Lonicera lanata	Конец листопада	Не произрастает			21 IX	6.4
	Субсезон осеннего листопада					
Lonicera altmannii	Конец листопада	10 X	6.2	5	Не произрастает	
Abelia corymbosa	» »	Не произрастает			15 X	4.5
Cerasus erythrocarpa	» »	26 X	10.9	7	23 X	7.3
Armeniaca vulgaris	» »	30 X	5.6	5	8 XI	6.1
Juglans regia	» »	31 X	5.2	11	20 X	4.6
Prunus sogdiana	» »	22 XI	10,3	14	11 XI	6,6

ТАБЛИЦА 7

Термический режим и начало осенней расцветки листьев в среднегорье Сары-Челека и Башкызылсая (однофакторный дисперсионный анализ)

Вид	Дисперсионные комплексы по фенофазам			
	Сары-Челек		Башкызылсай	
	1969 г., 8—10°	1970 г., 15—18°	1978 г., 11—12°	1980 г., 15—16°
Prunus sogdiana	25 VIII	2 IX	3 IX	3 IX
Cerasus mahaleb Mill.	29 VIII	11 IX	2 IX	1 IX
Crataegus pontica	2 IX	14 IX	1 IX	30 VIII
Rosa canina	6 IX	5 IX	31 VIII	30 VIII
Ulmus androssovii Litv.	6 IX	20 IX	Не произрастает	
U. densa Litv.	—	—	24 VIII	25 VIII
Juglans regia	8 IX	6 IX	27 VIII	31 VIII
	$n=6$, $\eta^2=0.43$ (43 %), $F=7.5$, $F_{табл}=5.0$ при $P>0.95$		$n=6$, $\eta^2=0.01$, $F=0.08$, $F_{табл}=5.0$ при $P>0.95$	

Примечание. Минимальные температуры воздуха в третьей декаде августа—в первой декаде сентября; дисперсионные комплексы строились отдельно для Сары-Челека и Башкызылсая.

квартильной области у некоторых видов в фазе отрастания розеток листьев достигает 18—20 сут, в фазе окончания листопада у деревьев и кустарников — несколько меньше (табл. 6).

Определенные зависимости выявляются из сравнения фенологических данных по Башкызылсаю и Сары-Челеку; последний, как указано выше, отличается многоснежной зимой, повышенной влагообеспеченностью, менее продолжительной засухой. Из табл. 1, 5, 6, 7 следует, что в первую половину вегетации развитие растений в среднегорье Сары-Челека отстает от Башкызылсая на 10—15 дней, к концу субсезона цветения травянистых растений отставание в некоторых фазах достигает 30—40 дней; эндогенные причины проявляются менее четко — величины σ в Сары-Челеке несколько большие, особенно в фазах угасания; в субсезон летнего листопада при отставании в 10—30 (45) сут последовательность в фенологических фазах нарушается; осенью листопад у большинства видов древесных и кустарниковых растений заканчивается раньше. Запаздывание весной и ранним летом можно объяснить задержкой в снеготаянии, пониженной теплообеспеченностью, а в фазах угасания — более поздним началом засухи в Сары-Челеке. Осеннее опережение, так же как и невыраженность в Сары-Челеке осенней вегетации травянистых растений, объясняются пониженной теплообеспеченностью.

Графически соотношение тепла и влаги, колебания ГТК, относительные величины влияния термического фактора и засухи, эндогенных причин и скорость сезонного развития в вегетационный период в среднегорном поясе Башкызылсая показаны на рис. 2. Колебания ГТК в субсезоне выражены через отношение разницы между наибольшим и наименьшим значениями к их среднему, влияние внешних условий — через величину η^2 в процентах, влияние внутренних причин — через отношение $1/\sigma$, скорость сезонного развития растений — через отношение $1/\gamma$ (взята в индикаторных фазах). Из рис. 2 и приведенных выше таблиц и описаний следует, что между внешними факторами, воздействием внутренних причин и темпами сезонного развития растений обнаруживается определенная связь. Термический режим, а летом — условия засухи существенно сказываются на фазах угасания: расцветке листьев, листопаде, отпаде надземной части трав. Влияние эндогенных причин возрастает перед началом субсезонов с неблагоприятными внешними условиями, например перед летне-осенней засухой или задолго до них, как в субсезон осенней расцветки листьев. В последнем случае эндогенный фактор действует упреждающе по отношению к первым предвестникам зимы (заморозкам и снегопадам). Эндогенный фактор влияет на сроки фенофаз, предшествующих листопаду и отпаду надземной части травянистых растений, сами же фазы угасания растянуты. Темпы сезонного развития растений возрастают в периоды с быстро меняющимися факто-

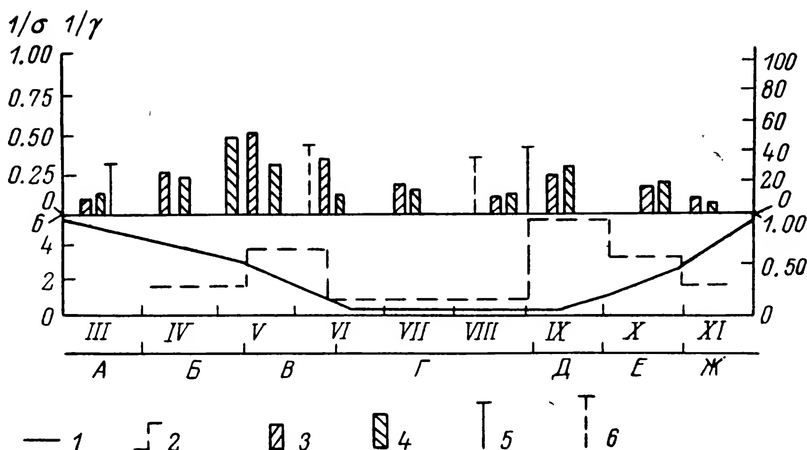


Рис. 2. Соотношение внешних условий, эндогенных причин (1/σ) и темпов сезонного развития (1/γ) растений в различные субсезоны вегетационного периода в среднегорье Башкызылсая.

Субсезоны: *А* — начало вегетации, *Б* — цветение деревьев и кустарников, *В* — цветение травянистых растений, *Г* — летний листопад, *Д* — осенняя расцветка листьев, *Е* — осенний листопад, *Ж* — осенняя вегетация травянистых растений. *1* — ход ГТК (выровненный), *2* — колебания ГТК по сезонам, *3* — показатель влияния эндогенных причин (1/σ), *4* — показатель скорости изменения фенологического состояния (1/γ), *5* — влияние термического фактора, *6* — влияние фактора засухи на фенофазы отпада надземной части трав и фенофазу листопада. *По оси абсцисс* — месяцы и субсезоны; слева: внизу — ГТК; вверху 1/σ и 1/γ; справа: внизу колебание ГТК по субсезонам; вверху — влияние внешних факторов, %.

рами внешней среды, интегральным показателем которых является ГТК, в субсезоны цветения травянистых растений и осенней расцветки листьев.

В высокогорье сезонное развитие растений проходит в форсированном темпе. Однако растения короткой вегетации (гемиэфемероиды, эфемероиды), в быстром темпе проходящие цикл в среднегорье, чтобы избежать влияния засухи в высокогорье растягивают вегетацию, темпы их развития замедляются (Лынов, 1977). На сезонное развитие растений в высокогорье оказывают воздействие внешние факторы, в первую очередь термический. Продолжительность интерквартильной области в фазах бутонизации и зацветания у травянистых растений составляет 3—4 сут, но межу окончания цветения, так же как и межу полного отпада надземной части, большинство растений проходит за длительный промежуток времени — 7—13 (15) сут. Осенние фенофазы в известной степени регулируются эндогенно. Так, осенью сроки порыжения и полного отпада на лугах в высокогорье по годам колеблются незначительно (Лынов, 1980).

Выявленные для региона Западного Тянь-Шаня связи следует рассматривать как тенденции, так как применяемые показатели не отличаются математической строгостью. Как указывалось выше, продолжительность интерквартильной области для разных групп растений и для различных фенологических фаз может существенно варьировать в одном сезоне. Объединенные по группам эти показатели в соседних субсезонах не имеют строгих различий с позиций математической статистики — по критерию Фишера и по критерию χ^2. Из приведенных примеров ясно, что реакция отдельных групп растений (экологических, феноритмотипов) или категорий фенологического поведения (Arroyo e. a., 1981) на изменяющиеся условия внешней среды, степень воздействия эндогенных причин на сезонное развитие растений далеко не одинаковы, что предполагает известную осторожность при отборе материала для феноклиматической характеристики с помощью фенологических показателей — среднего квадратического отклонения и продолжительности интерквартильной области. Очевидно, для характеристики субсезонов приемлемыми окажутся типичные объекты и фенологические фазы, имеющие индикаторное значение. Так, для исследуемого района в мае более подходящи репродуктивные фенофазы, менее — фенофазы отпада эфемероидов; в августе — фенофазы летнего листопада, а неподходящими будут данные по отрастанию розеток летне-зимнезеленых травянистых растений; в сентябре — осеннее окрашивание листьев, а менее приемлемо — окончание фаз цветения трав-ксерофитов длительного развития.

Использование приводимых здесь фенологических показателей позволяет более объективно подойти к разрешению проблемы периодизации годичного круга развития природы.

ЛИТЕРАТУРА

Батманов В. А. Биоклиматический календарь г. Свердловска. — В кн.: Календарь природы СССР. Кн. 2. М.: МОИП, 1949, с. 125—179. — *Батманов В. А.* Заметки по теории фенологического наблюдения. — В кн.: Ритмы природы Сибири и Дальнего Востока. Вып. 1. Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1967, с. 5—10. — *Батманов В. А., Куприянова М. К., Мухамедзянова Т. Н., Щенникова З. Г.* Опыт применения интегрального и экометрического методов фенологического наблюдения в различного рода исследованиях. — В кн.: Ритмы природы Сибири и Дальнего Востока. Вып. 1. Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1967, с. 11—18. — *Булыгин Н. Е.* Биологические основы оценки влияния термического и других экологических факторов на сезонную ритмику древесных растений. — В кн.: Термический фактор в развитии растений различных географических зон (Матер. Всес. конф. 29—31 I 1979). М.: Моск. фил. ГО СССР, 1979, с. 7—9. — *Дольник В. Р.* Фотопериодизм и эндогенные окологодовые ритмы как основа адаптации птиц к сезонности климата. — В кн.: Адаптивные особенности эволюции птиц. М.: Наука, 1977, с. 61—66. — *Елагин И. Н.* Осенний листопад в лесах лесостепи. — Бот. журн., 1963, т. 48, № 11, с. 1042—1047. — *Ивантер Э. В.* Основы практической биометрии. Введение в статистический анализ биологических явлений. Петрозаводск: Карелия, 1979. 92 с. — *Кузина Г. В.* Период покоя, нативные регуляторы роста и морозостойкость древесных растений: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М. 1974, с. 22. — *Лынов Ю. С.* Особенности сезонного развития ранневесенних эфемероидов в зонах среднегорий и высокогорий Чаткальского и Гиссарского хребтов. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1977, т. 82, № 4, с. 120—124. — *Лынов Ю. С.* Погодные аномалии и сезонное развитие растений в среднегорных и высокогорных поясах Северо-Восточного Приферганья. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1980, т. 85, № 4, с. 79—85. — *Лынов Ю. С.* Структура вегетационного периода в среднегорье и высокогорье Западного Тянь-Шаня. — Бот. журн., 1981а, т. 66, № 6, с. 802—814. — *Лынов Ю. С.* Осенняя вегетация травянистых растений в среднегорье Средней Азии. — Метеорология и гидрология, 1981б, № 12, с. 107—108. — *Лынов Ю. С.* Сезонное развитие древесных и кустарниковых пород в Сары-Челекском, Рамитском и Чаткальском заповедниках. — Лесоведение, 1982, № 2, с. 91—93. — *Лынов Ю. С.* Листопад деревьев и кустарников в среднегорном поясе Чаткальского и Гиссарского хребтов. — Лесоведение, 1984а, № 1, с. 39—45. — *Лынов Ю. С.* Феноклиматическая характеристика сезонов в среднегорье и высокогорье Западного Тянь-Шаня. — География и природн. ресурсы, 1984б, № 3, с. 86—96. — *Маркова Л. Е.* Сравнительно-экологические исследования однолетних растений-эфемеров в природе и культуре: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук, Ташкент, 1966. 27 с. — *Наринян С. Г.* О ритме альпийских и субальпийских фитоценозов. — В кн.: Пробл. бот., т. 12. Л.: Наука, 1974, с. 172—194. — *Нилов В. Н.* К методике статистической обработки материалов фенологических наблюдений. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 2, с. 282—284. — *Онипченко В. Г.* Сезонная динамика фитоценоза альпийской пустоши на Северном Кавказе. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1983, т. 88, № 5, с. 106—114. — *Павлов В. Н.* Растительный покров Западного Тянь-Шаня. М.: МГУ, 1980. 245 с. — *Соколов С. Я.* Ритмика факторов жизни и самой жизни в ореховых лесах Ферганы. — Тр. Второго Всес. географ. съезда, Т. 2. М.: ОГИЗ, 1948, с. 63—77. — *Томкус И. С.* Индикаторы биоклимата Южной Прибалтики. (Некоторые свойства феноклиматического режима). — Тр. АН ЛитССР, сер. В, вып. 1 (36). Вильнюс: АН ЛитССР, 1965, с. 37—43. — *Утешев А. С.* Атмосферные засухи и их влияние на природные явления. Алма-Ата: Наука, 1972. 154 с. — *Федоров А. К.* О факторе, лимитирующем начало весенней вегетации зимующих растений. — Докл. ВАСХНИЛ, 1976, № 10, с. 55—57. — *Шиголев А. А.* Исследование темпов развития растений. Географ. сб., вып. 9. Вопросы фенологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 16—28. — *Шульц Г. Э.* Экстразональные фенологические параллели (эфемеровые пустыни и тайга). — Бот. журн., 1970, т. 55, № 9, с. 1217—1231. — *Шульц Г. Э.* Термический режим как фактор сезонного развития высших растений. — В кн.: Термический фактор в развитии растений разных географических зон (Матер. Всес. конф. 29—31 I 1979). М.: Моск. фил. ГО СССР, 1979, с. 4—5. — *Шульц Г. Э.* Общая фенология. Л.: Наука, 1981. 188 с. — *Anderson R. C.* Seasonality in trophic levels. Seasonality in terrestrial primary producers. — Ecol. Stud., vol. 8. Berlin, 1974, p. 103—111. — *Arroyo M. T., Armesto J. J., Villagrah C.* Plant phenological patterns in the high andean Cordillera of Central Chile. — J. Ecol., 1981, vol. 69, N 1, p. 205—223. — *Canaday B. B., Fonda R. W.* The influence of subalpine snowbanks on vegetation pattern, production and phenology. — Bul. Tor. Bot. Club, 1974, vol. 101, N 6, p. 340—350. — *Emerick J. C., Webber P. J.* The effects of augmented winter snow cover on the canopy structure of Alpine vegetation. — Univ. Colorad. Inst. Arct. and Alp. Res. Occas. Pap., 1982, N 37, p. 63—72. — *Hoffmann A. J., Walker M. J.* Crowth habits and phenology of drought-deciduous species in an altitudinal gradient. — Can. J. Bot., 1980, vol. 58, N 16, p. 1789—1796. — *Jones A. G.* Observations on reproduction and phenology in some perennial asters. — Amer. Midl. Natur., 1978, vol. 99, N 1, p. 184—197. — *Mott J. J., McComb A. J.* Effect of moisture stress on the growth and reproduction of three annual species from an arid region of western Australia. — J. Ecol., 1975, vol. 63, N 3, p. 825—834. — *Nilsen E. T., Muller W. H.* The influence of photoperiod on drought induction of dormancy in *Lotus scoparius*. — Oecologia, 1982, vol. 53, N 1, p. 79—83. — *Pavlovic V.* Biologic rhythmics as dynamic resultant of functional selfregulation of endogenous rhytmics of organisms and activity of actual constellation of environmental factors. — Chronobiologia, 1977, vol. 4, N 2, p. 138.

Чаткальский
государственный заповедник.

Получено 13 III 1984.

УДК 581.522.4 : 58 (252.62) : 631.811.1 Бот. журн., т. 70, № 8

Л. К. Грунина

О НЕКОТОРЫХ ПУТЯХ АДАПТАЦИИ ТУНДРОВЫХ РАСТЕНИЙ К ДЕФИЦИТУ АЗОТА

L. K. GRUNINA. ON SOME WAYS OF ADAPTATION OF TUNDRA PLANTS TO NITROGEN DEFICIT

Рассматриваются некоторые пути адаптации тундровых растений к специфическим условиям Крайнего Севера. В их растительных тканях отмечаются высокое содержание пролина, обладающего защитными функциями, и накопление в зимующих органах низкомолекулярных азотсодержащих соединений и сахаров. Предполагается существенная роль выявленных эколого-ценотических связей высших растений с азотфиксирующими прокариотами в пополнении тундровых экосистем азотом.

Как известно, основными факторами, ограничивающими рост, развитие и продуктивность растений в северных широтах, является недостаток тепла и низкое плодородие почв (Dennis e. a., 1978; Brent, McCown, 1978). Низкие температуры, тормозящие в общем микробиологические процессы разложения растительных остатков, в том числе и процесс нитрификации (Арчегова, 1972; Стенина, Листарова, 1976), являются причиной постоянного дефицита азота в тундровых почвах. В ходе эволюции растения выработали многообразные пути приспособления к неблагоприятным почвенно-климатическим условиям тундровой зоны, в том числе и к крайне низкому содержанию азота. Это отражено в ряде обзорных работ (Тихомиров, 1973; Тыртиков, 1980, и др.).

В данной статье рассматриваются некоторые пути адаптации высших растений к специфическим условиям Большеземельской тундры. Исследования проводили в 1977—1979 гг. в наиболее характерной для данного региона подзоне южных кустарниково-моховых тундр (район Воркуты) и на южной границе типичных тундр (район Вашуткиных озер). Районы существенно различаются по почвенным условиям. Характерная особенность почв подзоны южных тундр на моховых участках — сильно кислая реакция среды (pH 3.5—4.0), низкое содержание гумуса (около 1 %), переувлажнение и небольшая мощность (5—15 см) биологически активной части профиля, которая по существу ограничена слабо разложившейся мохово-торфянистой подстилкой (Арчегова и др., 1979).

В пятнистых тундрах до 15 % площади занимают пятна оголенного грунта, лишенные сомкнутого растительного покрова (Арчегова, 1972), их почва формируется главным образом под воздействием альгофлоры. Благодаря специфичному водорослевому характеру органических остатков реакция почвы пятен слабокислая (pH 5.0—5.4).

Среди обследованных экотопов наиболее специфичные условия отмечены в районе Вашуткиных озер, где широко распространены песчаные отложения и отмечены выходы карбонатных пород. В отличие от поверхностно-глеевых переувлажненных суглинистых почв подзоны южных тундр почвы этого района хорошо аэрированы и имеют близкую к нейтральной реакцию среды (pH 6.4—6.7). В органогенном слое содержится 1.8—3.5 % гумуса, до 130 мг·экв/100 г почвы поглощенного кальция.

Образцы некоторых эдификаторных высших цветковых и споровых растений отбирали на характерных для них экотопах: по краю зарастающих пятен — *Vaccinium vitis-idaea* и *Empetrum nigrum*, а между пятнами в трещинах — *Betula nana*, *Salix glauca*, *Ledum palustre*, зеленые мхи (*Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*) и лишайники (*Cetraria islandica*, *Cladina arbuscula*). На луговинах собраны злаки: *Poa pratensis* и *Alopecurus pratensis*, используемые для создания в окрестностях Воркуты сеяных лугов, бобовые местные — *Astragalus subpolaris*, *Hedysarum arcticum*, *Oxytropis sordida*, *Trifolium lupinaster* — и заносные, для которых условия Большеземельской тундры являются экстремальными (*T. repens* и *T. pratense*).

В воздушно-сухом размолотом материале растительных образцов определяли содержание азота по Кьельдалю, содержание золы и зольный состав («Ме-

Содержание (процент от воздушно-сухого вещества) некоторых элементов в надземной массе тундровых растений

Вид	Районы *	Si	Ca	K	P	N	N : Ca
			Споровые				
Hylocomium splendens (Hedw.) B. S. G.	I	1.13	2.21	0.16	0.11	0.93	0.42
	II	1.07	1.78	0.17	0.09	0.92	0.52
Aulacomnium turgidum (Wahlenb.) Schwaegr.	I	1.10	1.90	0.16	0.10	0.82	0.43
Cladina arbuscula (Wallr.) Hale et W. Culb.	I	0.50	2.32	0.15	0.08	0.60	0.26
Cetraria islandica (L.) Ach.	I	0.43	1.88	0.09	0.08	0.64	0.34
			Цветковые				
Betula nana L.	I	0.17	0.65	0.52	0.22	1.47	2.26
	II	0.14	0.50	0.20	0.16	1.82	3.64
Salix glauca L.	I	0.14	0.77	0.47	0.22	1.32	1.71
	II	0.11	0.69	0.76	0.27	1.98	2.87
Ledum palustre L.	I	0.19	0.59	0.22	0.11	1.00	1.69
	II	0.09	0.58	0.37	0.15	1.49	2.29
Vaccinium vitis-idaea L.	I	0.29	0.91	0.23	0.10	0.97	1.07
	II	0.11	0.60	0.21	0.11	1.00	1.67
Empetrum nigrum L.	I	0.32	0.86	0.17	0.09	0.90	1.05
	II	0.14	0.58	0.23	0.11	1.04	1.79
Poa pratensis L.	I	0.61	0.30	1.62	0.25	1.67	5.57
Alopecurus pratensis L.	I	1.02	0.36	2.68	0.30	1.77	4.92
Astragalus subpolaris	I	0.17	1.30	2.97	0.35	4.93	3.79
Boriss. et Schischk.	II	0.20	1.22	3.06	0.41	4.56	3.74
Hedysarum arcticum B. Fedtsch.	I	0.15	0.76	1.91	0.33	3.93	5.17
	II	0.13	0.61	1.96	0.38	4.24	6.95
Oxytropis sordida (Willd.) Pers.	II	0.22	0.75	2.61	0.51	4.42	5.89
Trifolium lupinaster L.	I	0.16	2.10	3.16	0.36	3.73	1.78
T. repens L.	I	0.20	2.37	1.92	0.29	3.44	1.45
T. pratense L.	I	0.14	2.39	1.32	0.23	3.18	1.33

* I — окрестности Воркуты; II — район, прилегающий к системе Вашуткиных озер.

тодическое руководство. . .», 1974), аминокислотный состав гидролизатов (на аминокислотном анализаторе). В каждом районе пробы (10—30 растений) брали в нескольких однотипных местообитаниях. Приведенные цифровые данные представляют среднюю величину из 2—3 биологических проб. Биохимический анализ проводили в 2—5-кратных повторностях.

Различные группы растений (споровые, древесные, травянистые) значительно различаются по химическому составу надземной массы (Грунина, 1982; Грунина, Гецен, 1984а), однако общей особенностью изученных групп является высокая аккумуляция ими азота, калия, кальция и нередко кремния (см. таблицу). Калий у местных бобовых и злаков составляет более половины всех зольных элементов. Концентрация его выше, чем указано для этих же видов растений в различных типах лугов Белоруссии (Юркевич, Щербач, 1980). У заносных клеверов по сравнению с местными содержание этого элемента несколько ниже (1.3—1.9 % от сухого вещества, тогда как у *Trifolium lupinaster*, *Astragalus subpolaris* и *Oxytropis sordida* — 2.6—3.2 %). По данным Б. И. Берштейн и А. С. Оканенко (1979), высокие концентрации калия внутри клетки необходимы не только для поддержания ее уникальной структуры, обеспечения условий для оптимального функционирования ферментативных систем, ответственных за энергетические и синтетические процессы; этому элементу принадлежит существенная роль в формировании устойчивых к воздействию неблагоприятных факторов внешней среды основных структур клетки. Не исключено, что устойчивость травянистых растений высоких широт в немалой степени обусловлена интенсивной аккумуляцией ими ионов калия.

Разнообразные функции кальция в жизнедеятельности растений общеизвестны. Установлено, что исключение кальция из питательной среды нарушает целостность клеточной мембраны, приводя к значительному снижению интенсивности поглощения корнями азота и калия (Джангирова и др., 1980). Растения

на кислых почвах страдают от избытка ионов как водорода и алюминия, так и марганца. Кальций уменьшает вредное действие на растение алюминия и марганца, переводя их в неусвояемые формы, нейтрализует вредную для растений щавелевую кислоту, образующуюся в клетках при распаде белков, и способствует лучшей фиксации азота из атмосферы (Власюк и др., 1979). Большое влияние кальций оказывает на состояние биоколлоидов, степень их гидратации, вязкость и, следовательно, проницаемость протоплазмы, которая часто коррелирует с морозоустойчивостью растений (Генкель, Окнина, 1964).

Слабая насыщенность почвенного горизонта ионами кальция, вероятно, уменьшает доступность для растений питательных элементов, поэтому на кислых почвах в районе Воркуты в тканях аккумулируется, как правило, меньше азота, но больше кальция, а на выходах карбонатов — больше азота, калия, фосфора и меньше кальция (см. таблицу). На нейтральных почвах Вашуткиных озер отношение N : Ca в растениях выше, чем на кислых в районе Воркуты. Этот показатель выше и у местных видов бобовых по сравнению с заносными. Интересен и тот факт, что повышенной аккумуляцией кальция отличаются растения, фиксирующие атмосферный азот: зеленые мхи содержат 1.8—2.2 % кальция, лишайники — 2.3, бобовые — 1.2—2.4, тогда как содержание кальция у неспособных к азотфиксации кустарников и кустарничков — 0.5—0.9 % от сухого вещества. Вероятно, в связи с повышенной кислотностью почв в северных экосистемах растения выработали приспособление — повышение в тканях концентрации кальция для нейтрализации вредного действия почвенной кислотности.

Азот в тундре, как и в других зонах, — главный потребляемый и удерживаемый биомассой химический элемент. Несмотря на острый дефицит этого элемента в почве, его сравнительно много накапливается в надземной массе растений. Концентрация азота у изученных нами цветковых не ниже, чем у тех же видов, произрастающих в других почвенно-климатических условиях (Егоров, 1960; Манаков, 1972; Титлянова, 1979; Васильевская, 1981).

Самое высокое содержание азота мы обнаружили у обладающих азотфиксацией бобовых растений (3.7—4.9 % от сухого вещества) и синезеленых водорослей (3.5—3.8 %), а низкое — в зеленых мхах и лишайниках, в которых содержание азота во много раз превышает его количество в минеральной толще непосредственно под подстилкой (Грунина, Гецен, 1984а, б). Сравнительно высокому накоплению мхами и лишайниками азота способствует высокая аккумуляция ими ионов кальция. Это создает в свою очередь благоприятную экологическую нишу для поселяющихся в моховой подстилке азотфиксирующих синезеленых водорослей. Известно, что использование мхами фиксированного водорослями атмосферного азота ведет к установлению между ними устойчивых трофических связей (Granhall, Lid-Torsvik, 1975). Благодаря обилию на зеленых мхах синезеленых водорослей рода *Nostoc*, которые проявляют сравнительно высокую для этих широт (2—7 мкг N на 1 см^2 почвы) активность азотфиксации (Гецен, Костяев, 1982), в моховой подстилке идет активная биологическая аккумуляция азота. Здесь происходит интенсивная аккумуляция и других питательных элементов. Можно предположить, что в подзоне южных тундр, где моховой покров составляет до 60 % площади, решающую роль играет биогенная аккумуляция мхами важнейших питательных элементов, и в первую очередь кальция и азота. Это имеет большое экологическое значение для обогащения азотом тундровых экосистем. В типичных тундрах, где основные площади занимают лишайники, основная роль в биогенной аккумуляции азота принадлежит лишайниково-водорослевым биоценозам. В воркутинской тундре биологический круговорот в системе почва—растение ограничивается моховой подстилкой (Арчегова, 1972), а его емкость определяется запасом в ней питательных веществ, которые высвобождаются при медленном разложении главным образом мохово-кустарниковых растительных остатков. Элементы питания перехватываются корнями. Основная их масса (80—90 % от общего количества в толще 0.5 м) у доминантных растений сосредоточена в основном в моховой подстилке. Именно она при крайне ослабленной связи растений с минеральной толщей является в тундре тем субстратом, который способен обеспечить цветковые растения азотом и другими необходимыми элементами питания даже при

чрезвычайно неблагоприятных внутрипочвенных температурных условиях. Изученные группы цветковых растений, по-разному связанные с моховой подстилкой, различаются и уровнем накопления азота. Больше азота и других биогенов (кальция, калия, фосфора) аккумулируют кустарники с уходящей в подстилку хорошо развитой корневой системой и меньше — кустарнички, корни которых сосредоточены на минеральном пятне. Местные виды бобовых аккумулируют основные биогены — азот, калий, фосфор — интенсивнее, чем заносные (Грунина, 1982).

На пятнах минерального грунта формируются пионерные лишайниково-водорослевые биоценозы. За счет накопления азота синезелеными водорослями в их растительной массе отношение C : N (26—31) значительно уже, чем в лишайниках (60—64), образующих подавляющую часть органического вещества (Грунина, Гецен, 1984б). Это создает предпосылки для активного разложения водорослевых остатков и более быстрого оборота питательных веществ в системе почва—растение. Очевидно, устанавливаемые «симбиотические» связи между азотфиксирующими водорослями, с одной стороны, мхами и лишайниками, с другой, в условиях острого дефицита в почве азота в значительной степени определяют жизнеспособность и устойчивость тундровых фитоценозов и его компонентов.

В литературе отмечалось (Говоров, Торговкина, 1977), что на холодных почвах при низком уровне минерального питания в растениях замедляется включение поглощенного азота в состав аминокислот, амидов и белков. Именно этим обстоятельством авторы объясняют высокий процент небелкового азота, в том числе нитратов, в растениях Субарктики. Полученные нами данные в наиболее теплый период вегетации (июль) указывают на интенсивно протекающие у травянистых растений процессы ассимиляции азота и быстрое его включение в синтез белков: количество белкового азота в надземной массе и корнях составляет 89—91 % от общего азота, а нитратного — 0.03—0.05 % от сухого вещества, или 0.6—1.7 % от общего азота (Грунина, Гецен, 1984б). Местные и заносные виды по этим показателям в период активной вегетации не различаются. С наступлением заморозков в результате распада белковых соединений и оттока их продуктов в зимующие органы в корнях и корневищах запасаются низкомолекулярные (легкорастворимые) азотистые соединения (до 50 % от общего азота) и сахара (до 20 % от сухого вещества). Они обеспечивают тундровым растениям благоприятную перезимовку и являются необходимым резервом для быстрого развития ранней весной, когда с переходом температуры через 0° растения трогаются в рост. Накоплением к зиме в корнях азотсодержащих веществ заметно выделяются местные бобовые, отличающиеся ускоренным развитием (заносные отстают примерно на 10 дней), поэтому у них начинается и более ранняя подготовка к зиме, в связи с чем к концу августа содержание общего азота в корнях увеличивается на 36—39, в то время как у заносных — всего лишь на 8—18 %.

Определение аминокислотного состава белковых гидролизатов (без выделения свободных аминокислот) у бобовых и злаков показало, что среди всех аминокислот преобладают дикарбоновые аминокислоты, пролин, аланин и лейцин, которые в сумме составляют 50—59 % от общего количества аминокислот (Грунина, 1982). Обращает на себя внимание высокое содержание у изученных растений пролина. Считается, что пролин обладает защитными функциями, обеспечивающими устойчивость растений к самым различным неблагоприятным факторам среды (Савицкая, 1976; Rui e. a., 1980). По нашим данным, особенно высоко содержание пролина у заносных клеверов (12.6—19.5 %) и злаков (17.0—21.6 %). Накопление пролина мы отмечали ранее и в синезеленых водорослях при неблагоприятных условиях обитания (Грунина и др., 1982). Очевидно, накопление пролина и в тундровых растениях представляет собой адаптивную реакцию как на низкие температуры среды, так и на недостаток в почве питательных элементов, и в первую очередь азота.

Таким образом, приспособление тундровых фитоценозов к дефициту почвенного азота выражается в выработанном в процессе эволюции тесном взаимодействии компонентов растительного покрова за счет установления между ними прочных ценотических связей.

С нарастанием экстремальности среды и ослаблением фитоценотических связей цветковых растений в тундровых экосистемах на чрезвычайно бедных азотом почвах большое экологическое значение приобретают наиболее приспособленные к условиям обитания споровые, обладающие способностью фиксировать атмосферный азот и проявляющие сравнительно высокую активность азотфиксации. Биогенная аккумуляция легкоподвижных питательных элементов и закрепление их в моховой подстилке являются одним из путей адаптации цветковых растений к крайне низкому содержанию этих элементов, в том числе азота в тундровых почвах.

В формировании устойчивости травянистых растений к неблагоприятным факторам среды, очевидно, немаловажную роль играет высокое накопление в тканях калия и пролина, обладающих различными защитными функциями. Благоприятная перезимовка растений обеспечивается запасом в зимующих органах сахаров и низкомолекулярных азотистых соединений.

ЛИТЕРАТУРА

Арчегова И. Б. Особенности гумусообразования в почвах Воркутинской тундры. — Науч. докл. АН СССР, Коми фил., 1972. 60 с. — *Арчегова И. Б., Кононенко А. В., Котелина Н. С.* Природные условия района стационарных исследований. — В кн.: Биогеоценологические исследования на сеяных лугах в восточноевропейской тундре. Л.: Наука, 1979, с. 6—19. — *Берштейн Б. И., Окаленко А. С.* Калий, фотосинтез и метаболизм растений. — Физиол. и биохим. культ. раст., 1979, т. 11, № 6, с. 515—526. — *Васильевская В. Д.* Биологический фактор почвообразования в тундрах севера средней Сибири и роль почвы в жизни тундровых растений и животных. — В кн.: Почвы и продуктивность растительных сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1981, с. 3—81. — *Власюк П. А., Шкваруk Н. М., Сопатый С. Е., Шамотиенко Г. Д.* Химические элементы и аминокислоты в жизни растений, животных, человека. Киев: Наук. думка, 1979. 278 с. — *Генкель П. А., Окнина Е. З.* Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений. М.: Наука, 1964. 243 с. — *Гецен М. В., Костяев В. Я.* Интенсивность фиксации молекулярного азота в водоемах и почвах Большеземельской тундры. — В кн.: Споровые растения тундровых биогеоценозов. Тр. Коми филиала АН СССР, 1982, № 49, с. 66—75. — *Говоров П. М., Торговкина Е. Е.* Азотный обмен у растений Субарктики. — В кн.: Теоретические и прикладные проблемы биологии на Северо-Востоке СССР. Якутск: Изд-во Якут. фил. СО АН СССР, 1977, с. 36—40. — *Грунина Л. К.* Особенности химического состава дикорастущих бобовых трав в Большеземельской тундре. — В кн.: Физиология и биохимия многолетних трав на Севере. Л.: Наука, 1982, с. 103—118. — *Грунина Л. К., Гецен М. В.* Эколого-ценотические связи в процессе накопления азота растениями Крайнего Севера. — Экология, 1984а, № 2, с. 33—37. — *Грунина Л. К., Гецен М. В.* Биогенная аккумуляция азота растениями тундровой зоны. — Науч. докл. АН СССР, Коми фил., 1984б, вып. 97. 32 с. — *Грунина Л. К., Симаков А. Ф., Гецен М. В.* Об аминокислотном составе азотфиксирующих синезеленых водорослей. — В кн.: Споровые растения тундровых биогеоценозов. Тр. Коми филиала АН СССР, 1982, № 49, с. 78—80. — *Джангирова Ш. Г., Абуталыбов Г. М., Манафова Т. Г.* Влияние кальция на поглощение растениями азота, фосфора и калия. — Изв. АН АзССР, сер. биол. наук., 1980, № 1, с. 10—15. — *Егоров А. Д.* Химический состав кормовых растений Якутии (лугов и пастбищ). М.: Изд-во АН СССР, 1960. 336 с. — *Манаков К. Н.* Продуктивность и биологический круговорот в тундровых биогеоценозах. М.: Наука, 1972. 148 с. — *Методическое* руководство по ускоренному анализу золы растений. Сыктывкар: Изд-во Коми фил. АН СССР, 1974. 83 с. — *Савицкая Н. Н.* О физиологической роли пролина в растениях. — Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, 1976, № 2, с. 49—61. — *Стенина Т. А., Листарова В. А.* Нитрификационная способность освоенных поверхностно-глеевых почв тундры. — Агрохимия, 1976, № 10, с. 24—27. — *Титлянова А. А.* Биологический круговорот азота и зольных элементов в травяных биогеоценозах. Новосибирск: Наука, 1979. 150 с. — *Тихомиров Б. А.* Пути и формы приспособления растений к среде Крайнего Севера. — В кн.: Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л.: Наука, 1973, с. 288—296. — *Тыртиков А. П.* Приспособление растений к условиям жизни в Арктике. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1980, т. 85, вып. 1, с. 111—122. — *Юркевич И. Д., Щербач С. Р.* Роль доминантов и других компонентов пойменных луговых фитоценозов в аккумуляции и круговороте элементов питания. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 3, с. 323—334. — *Brent H., McCown B.* The interactions of organic nutrients, soil nitrogen and soil temperature and plant growth and survival in the Arctic environment. — Vegatation and production ecology an Alaskan arctic tundra, 1978, vol. 29, p. 435—456. — *Granhall U., Lid-Torsvik V.* Nitrogen fixation by bacteria and free-living blue-green algae in undra areas. — Ecol. Stud., 1975, vol. 16, p. 305—315. — *Dennis I. G., Tieszen L. L., Vetter M. A.* Seasonal dynamics of above- and belowground production of vascular plants at Barrow, Alaska. — Vegetation and production ecology of an Alaskan arctic tundra, 1978, vol. 29, p. 113—140. — *Rui H., Heinke F., Göring H.* Zur Prolinakkumulation bei Streß und Nährstoffmangel. — Wiss. Z. Päd. Hochsch. «Liselotte—Herman» Güstrow. Math.-naturwiss. Fak., 1980, vol. 18, N 1, S. 71—79.

Институт биологии Коми филиала АН СССР,
Сыктывкар

Получено 18 III 1984.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.948.2 (575.4)

Р. В. Камелин, Л. М. Раенко

НОВЫЕ ТАКСОНЫ СЕМЕЙСТВА *BORAGINACEAE* ИЗ ТУРКМЕНИИ

R. V. KAMELIN, L. M. RAYENKO. NEW TAXA IN THE FAMILY *BORAGINACEAE* FROM TURKMENIA

Приведен новый для флоры СССР вид *Paracaryum crista-galli* из Туркмении, описан новый подвид *Lepechiniella persica* subsp. *kopetdaghensis* и сделаны две подвидовые номенклатурные комбинации в пределах последнего вида.

1. **Paracaryum crista-galli (Rech. fil. et H. Riedl) R. Kam. et Raenko comb. nov.** — *Mattiastrum crista-galli* Rech. fil. et H. Riedl, 1963, Dan. Biol. Skr. 13, 4 : 207; H. Riedl, 1967, in K. H. Rechinger, Fl. Iran. 48 : 115. — *M. cristatum* (Schreb.) Brand var. *parapamisi* Brand, 1921, in Engler, Pflanzenreich, 78 (IV, 252) : 62.

Стебель прямостоячий, простой, 25—60 см выс., прижато-волосистый. Листья ланцетовидные, прикорневые с длинным черешком, 5—10 см дл., 5—12 мм шир., нижние стеблевые с коротким черешком, средние и верхние — сидячие, в основании едва оттянутые, мелкие. Завиток рыхлый, многоцветковый; цветоножки равны или чуть короче чашечки, при плодах удлиняющиеся до 7 мм. Чашелистики до 2 мм, при плодах 3—4 мм дл., продолговатые, туповатые. Венчик сине-фиолетовый, вздуто-колокольчатый, 3—4 мм дл.; отгиб до середины раздельный; трубка равна чашечке; сводики в зеве небольшие, почти квадратные. Орешек слегка округлый, 8—10 мм в диам., наружная поверхность диска шиповатая, с широким неправильно гребенчато-зубчатым крылом, зубчики якоревидные.

Т и п: Persia, Kuhe-Neyshabur: Darreh abshar supra Akhlamad, N 4502, Rechinger (W).

Т и п *P. cristatum* var. *parapamisi*: Badghiz, Kette des Parapamisis, 19 V 1885, N 382, Aitchison (K, изотип — LE).

P. crista-galli хорошо отличается от ранее приводимого вида из этого родства *P. himalayense* (Klotzsch) Clarke более крупным плодом с широким неправильно гребенчато-зубчатым крылом. Этими же признаками он отличается и от широко распространенного в Копетдаге *P. turkomanicum* Bornm. et Sint., а также от редкого высокогорного вида из его родства *P. gracile* Czerniak.

Впервые приводится для Туркмении и СССР в целом.

2. Просматривая материалы Гербариев Института ботаники АН ТССР (ASH) и Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), мы обнаружили несколько листов гербария с образцами, близкими к западно-иранскому виду *Lepechiniella persica* (Boiss.) H. Riedl.

L. persica, первоначально описанный E. Boissier в роде *Eritrichium*, и в настоящее время — вид довольно загадочный. По хранящемуся в БИНе АН СССР экземпляру его изотипа (и по описанию) можно уверенно утверждать, что ни на одном образце типа, собранного Th. Kotschy, зрелых орешков нет. А между тем ныне из Ирана описаны еще 3 вида этого родства (*L. plicata* Rech. fil. et H. Riedl, *L. wendelboi* H. Riedl, *L. fursei* H. Riedl). Виды эти, кроме *L. plicata*, отнесенного в синонимы к *L. persica*, приняты и во «Flora Iranica» (Riedl, 1967), согласно которой они отличаются следующими признаками:

L. fursei — стебли от основания прямые. В зеве венчика ниже сводиков развиты продольные желто-коричневые штриховидные выпуклости (складочки, по терминологии М. Г. Попова). Крыло орешков глубокозубчатое, зубцов 6—8, синеющих у верхушки. Столбик свободный от верхушек эремов.

L. wendelboi — стебли приподнимающиеся или простертые. Складочек нет. Крыло эремов пильчато-зубчатое, зубчиков до 8—12.

L. persica — стебли приподнимающиеся или простертые. Складочек нет. Крыло эремов неясно вееровидно-зубчатое или складчатое, зубчиков 4—6.

Два последних вида отличаются также по опушению листьев (у *L. wendelboi* оно якобы седовато- или серо-войлочное в отличие от щетинистого у *L. persica*), однако отличия эти скорее количественные, так как настоящего войлочного опушения у бурачниковых практически нет, а образцы *L. persica* во всяком случае нельзя назвать щетинисто-опушенными, они довольно густо мелкощетинисто-волосистые, седоватые.

Тип *L. persica* происходит из Эльбурса, с горы Тахти-Сулейман (в центральной части хребта). Примерно оттуда же, чуть далее к юго-востоку, с гор Кухи-Низвар, происходит тип *L. wendelboi*. В этом же районе, юго-восточнее пос. Фирузкух в хр. Каракач, собран тип *L. fursei*. Однако для описания орешков *L. persica* были использованы типовые образцы *L. plicata*, собранные K. Rechinger значительно далее к востоку, в горах Шахвар севернее г. Шахруда.

Экземпляры, собранные различными коллекторами в Копетдаге и до сих пор хранившиеся без определений, также оказались неоднородными. Прежде всего весьма изменчивы их эремы, то широкоокрыленные с немногими треугольными зубцами, то узкокрылатые с зубцами, более острыми и многочисленными. Средние площадки эремов при этом то ясно килеватые с рядом якорных шипиков по килю, то почти без киля, крыло эремов то волнистое, то ровное, то хорошо выражено и на нижней стороне эрема, то слабо развитое внизу, число же зубчиков на нем варьирует от 5 до 7. Варьирует также величина отгиба венчика от 3.5 до 5—6 мм в диам., степень развития сводиков — от очень крупных (равных или превышающих пыльники) до слабозаметных, в 1.5—2 раза мельче пыльников. Наконец, и в Копетдаге оказались собранными образцы с простертыми стеблями и образцы с приподнимающимися лишь в основании, а затем прямыми стеблями (последние к тому же, по-видимому, относятся к двулетним или более длительно вегетирующим формам).

Дополнительное исследование венчика изотипа *L. persica* показало, что он мелкий (в отличие от описания Riedl), не превышает в отгибе 3 мм в диам., сводики при этом крупные. Для *L. plicata* и *L. wendelboi* между тем описаны венчики с отгибом не менее 5—6 мм в диам.

Обнаружение столь полиморфного материала в Копетдаге, таким образом, явно «стерло» ряд отличий между различавшимися во «Flora Iranica» видами. По-видимому, мы имеем дело с занимающим обширный эльбурс-копетдаг-хорасанский ареал полиморфным видом, едва дифференцированным на молодые расы, ранга не более высокого, чем подвиды. При этом наиболее обособленными расами являются, по-видимому, *L. fursei* и помещенная Riedl в синонимы *L. plicata*, а *L. wendelboi*, по-видимому, отличается от *L. persica* весьма слабо (более крупными венчиками, но с хорошо развитыми сводиками). В Копетдаге растет, видимо, не менее двух рас: одна — мелковенчиковая, с хорошо развитыми сводиками, стебли ее простертые или приподнимающиеся дуговидно, другая — с более крупными венчиками, сводики у которых развиты слабо, а стебли почти прямые. Первую мы считаем близкой к типовому подвиду, а вторую — самостоятельной, хотя и весьма близкой к типовому подвиду расой.

Полиморфизм *L. persica* вполне закономерен и оправдан. Род *Lepechiniella* M. Pop. объединяет гибридогенно возникшие расы, сочетающие признаки видов родов *Paracaryum* (DC.) Boiss. и *Lappula* Moench. Лишь небольшая группа видов рода (родства *Lepechiniella sarawschanica* (Lipsky) M. Pop.) представляет собой полностью сбалансированные гибридогенные виды, признаки которых хорошо отличимы от признаков родов *Paracaryum* s. str. и *Lappula*. Остальные виды рода *Lepechiniella* (родства *L. persica*, *L. alaica* M. Pop., *L. korshinskyi* M. Pop.) чрезвычайно близки к видам рода *Lappula* и, по-видимому, могут всту-

пать с ними в возвратные поглощающие скрещивания. Именно поэтому они наиболее устойчивы лишь в тех высокогорьях, где нет видов рода *Lappula*.

Lepechiniella persica (Boiss.) H. Riedl, 1967, in K. H. Rechinger, Fl. Iran. 48 : 81. — *Eritrichium persicum* Boiss. 1879, Fl. Or. 4 : 243. — *Oreogenia persica* (Boiss.) Brand, 1925, Feddes Repert. 22 : 103.

Т и п: Persia, ad nives deliquescentes in alpinus Hazarchal jugi occid. Elburz, 3300 m, N 500, Kotschy (W, изотип — LE).

Subsp. *persica*.

Стебли большей частью простертые. Цветки мелкие, не более 3—3.5 мм в диам. Орешки типа достоверно не известны.

Т и п: тип вида.

Сюда мы относим с некоторым сомнением экземпляры из Копетдага: Turcomania, in cacumine m. Rizaraich ad puteum Bir, 9000′, 10 VII 1898, № 1704, Litvinov, два листа; Turcomania, prope Ashabad, in cacumine m. Bosikjamov, 9 VII 1898, № 1720, Litvinov; [Копетдаг], Чопандаг, у родника Чопандаг между ущельями Зупи и Шушанга, 18 VII 1961, М. Курбандурдыев.

Subsp. wendelboi (H. Riedl) R. Kam. et Raenko comb. nov. — *L. wendelboi* H. Riedl, 1962, Acta Univ. Bergensis, ser. Math. — Nat., 1 : 33.

Стебли простертые. Цветки более крупные, около 5 мм в диам. Орешки с 8—12 зубчиками.

Т и п: Iran, Kuhi—Nizma, 3200 m, N 1293, Wendelbo (BG).

Subsp. kopetdaghensis R. Kam. et Raenko subsp. nov. — Planta perennis, 15—25 cm alta, tota diffusa, pilosa. Caules suberecti, parce ramosi. Folia basalia et inferiora caulina subspathulata, subsessilia. Inflorescentia laxa, multiflora; pedicelli ad 3 mm lg., vix incrassati. Calyx floris ca. 2—2.5 mm lg. Corolla minima, ca. 5 mm in diam., infundibuliformis, cyanea. Nuculae 3—4(5) mm lg., pyramidatae, alatae; ala dentata, dentibus 5—7 glochidiatis, area mediana carinata, tuberculata.

T y p u s: Turcomania, jugum Kopetdag, mons Czopandag, apud summitatem, 21 VII 1961, M. Kurbandurdiev (LE, isotypus — ASH).

Растение многолетнее, 15—25 см выс., слегка раскидистое, волосистое. Стебли почти прямостоячие, слабо ветвистые. Листья при основании стебля и нижние стеблевые слегка лопатчатые, почти сидячие. Соцветие рыхлое, многоцветковое; цветоножки до 3 мм дл., чуть утолщенные. Чашечка цветка около 2—2.5 мм дл. Венчик маленький, около 5 мм в диам., воронковидный, синий. Орешки 3—4 (5) мм дл., пирамидальные, крылатые; крыло зубчатое, зубцы в числе 5—7, якоревидные; диск орешка килеватый, бугорчатый.

Т и п: Туркмения, Центральный Копетдаг, вершина Чопандага, вблизи вершины, 21 VII 1961, М. Курбандурдыев (LE, изотип — ASH).

П а р а т и п: Центральный Копетдаг, гора Душак, близ вершины, 24 VI 1966, Е. П. Гудкова (ASH).

Отличается от subsp. *persica* более крупными венчиками и прямыми стеблями, а от subsp. *wendelboi* — меньшим числом зубчиков на эремах.

Subsp. plicata (Rech. fil. et H. Riedl) R. Kam. et Raenko comb. nov. — *Lepechiniella plicata* Rech. fil. et H. Riedl, 1963, Österr. Bot. Zeitschr. 110 : 517.

Стебли раскидистые до восходящих. Листья большей частью вдоль сложенные. Венчик 4—5 мм дл., темно-синий. Орешки 3—4 мм дл., узкокрылатые, с 5—6 широкими зубчиками с якорной головкой и волнистым краем крыла, диск слабо килеватый, очень мелкобугорчатый или почти гладкий.

Т и п: Persia, Shahrud-Bustan; in declivibus australibus M. Shahvar, 3500—3900 m, N 602, Rechinger (W).

ЛИТЕРАТУРА

Попов М. Г. Сем. Бурачниковые — *Boraginaceae*. — В кн.: Флора СССР. Т. 19. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 97—691. — *Riedl H.* Bemerkunger über neue oder kritische *Boraginaceae* der asiatischen Flora. — Österr. Bot. Zeitschr., 1963, Bd 110, Hf 4—5, S. 511—542. — *Riedl H. Boraginaceae*. — In: *Rechinger K. H.* Flora Iranica, N 48. Graz: Akad. Druck-u. Verlagsanstalt, 1967. 281 S.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 XI 1984.

УДК 582.623+582.717 (571.6) (235.47) Бот. журн., т. 70, № 8

И. Б. Вышин, С. С. Харкевич

ДВА НОВЫХ ВИДА (*SALIX SICHOTENSIS — SALICACEAE, CHRYSOSPLENIUM SCHAGAE — SAXIFRAGACEAE*) ИЗ СЕВЕРНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ

I. B. VYSHIN, S. S. KHARKEVITCH. TWO NEW SPECIES (*SALIX SICHOTENSIS—SALICACEAE, CHRYSOSPLENIUM SCHAGAE—SAXIFRAGACEAE*) FROM NORTHERN SIKHOTE-ALIN

Даны описания двух новых видов — *Salix sichotensis* и *Chrysosplenium schagae* — из гольцового пояса горы Тардоки-Яни (2077 м над ур. м., Северный Сихотэ-Алинь). Высказаны предположения об их происхождении.

В 1983 г. ботанический отряд Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР обследовал наивысшую точку Сихотэ-Алиня — гору Тардоки-Яни (2077 м над ур. м.) (рис. 1). Для характеристики конкретной флоры горы было собрано около 250 видов сосудистых растений. Изучение этого материала, а также гербарных коллекций, хранящихся во Владивостоке (VLA), Ленинграде (LE) и Москве (MHA), позволило выявить два новых для науки вида, описания которых приводятся ниже.

Salix sichotensis Charkev. et Vyschin sp. nov. (sect. Retusae). — Fruticulus prostratus, ramosus, trunculos procumbentes plerumque subterraneos radicantes flavo-fuscos glabros folia 2—4 terminantes formans et stolones tenues aphyllos subterraneos emittens; gemmae ca. 4 mm lg., fuscae, glabrae, obtusae, in turionibus epigaeis subadpressae, hypogaeis oblique patulae; petioli foliorum 0.4—0.8 (1.2) cm lg., supra plerumque vix roseolo-violacei; laminae foliorum ovales vel ovatae, basi rotundatae vel paulo cuneatae, apice obtusatae, sed nervo medio paulo prominenti, 1—3.2 cm lg., 0.7—2.4 cm lt. (proportio longitudinis et latitudinis 1.25—1.90), integerrimae, marginibus deorsum vix convolutis, rigidae, supra atrovirides, nitidae, glabrae, subtus pallidiores, sparse et longe pilosae, nervis valde elevatis; nervi secundarii plerumque in nervi medii parte inferiore abeuntes; amenta feminea sero evoluta, erecta, in pedunculis terminalibus atroviolaceis arachnoideo pubescentibus ad 1.5 cm lg. posita, sat laxa, 2—3.5 (4) cm lg., 0.5—0.6 cm lt.; bracteae atrofuscae, prope basin et marginibus pallidiores, supra (intus) pilis longis rectis albis semiappressis densiore tectae; nectarium unum, ovarii pedicello multo longius; capsula anguste conica, villosissima, ad 2.5 mm lg., in pedicello ad 0.5 mm lg. posita; styli concreti, ad 0.5—0.8 mm lg.; stigmata 0.4—0.6 mm lg., bifida; semina immatura; amenta mascula ignota (fig. 2).

T y p u s: Prov. Chabarovsk, distr. Nanajensis, jugum montium Sichote-Alinj boreale, systema fl. Anjuj, in regione alpina (1900 m s. m.) montis Tardoki-Jani, inter saxa verticalia in declivitate boreali, rarissima, fl., 22 VII 1983, S. S. Charkevicz, T. G. Bucz, I. B. Vyschin, A. E. Vriscz (VLA, isotypi — LE, MHA, NS).

A f f i n i t a s. Speciei *S. nasarovii* A. Skvorts. affinis est, sed foliorum laminis forma (laminae in parte inferiore vel media latiores) et nervatione (nervi secundarii plerumque in nervi medii parte inferiore abeuntes), foliorum petiolis et nervis mediis non intense rubris et nectario capsulae pedicello multo longiore differt.

D i s t r i b u t i o. Probabiliter planta endemica jugi montium Sichote-Alinj borealis, in rupibus regionis alpinae habitat.

Распростертый ветвистый кустарничек со стелющимися, большей частью подземными, укореняющимися, желто-бурыми, голыми стволиками, заканчивающимися 2—4 листьями, и с тонкими безлистными подземными столонами; почки около 4 мм дл., бурые, голые, тупые, почти прижатые на надземных побегах и косо отстоящие на подземных; черешки листьев 0.4—0.8 (1.2) см дл., на верхней стороне большей частью слегка розовато-фиолетовые; пластинки листьев овальные или яйцевидные, с округленным или слегка клиновидным основанием, на верхушке притупленные, но с выступающей в виде острия сре-

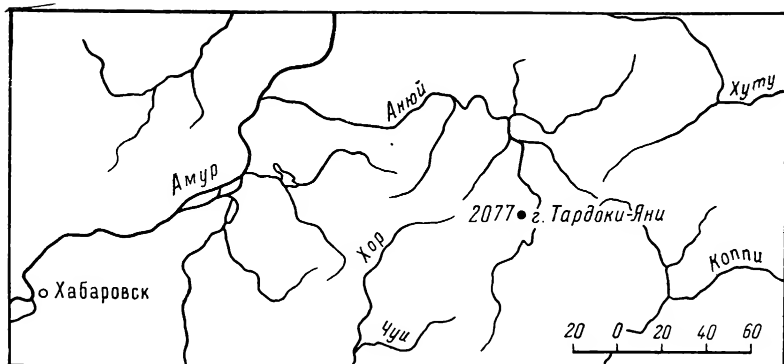


Рис. 1. Местоположение горы Тардоки-Яни на Северном Сихотэ-Алине.

динной жилкой, 1—3.2 см дл., 0.7—2.4 см шир. (соотношение длины пластинки листа к ее ширине составляет 1.25—1.90), цельнокрайные, со слегка подвернутым вниз краем, плотные, сверху темно-зеленые, блестящие, голые, снизу более светлые, рассеянно длинноволосистые, с сильно выступающими жилками; боковые жилки отходят от срединной главным образом в нижней ее части; женские сережки поздние, прямые, расположенные на верхушке веточек, на темно-фиолетовых паутинисто опушенных белыми волосками ножках до 1.5 см дл., довольно рыхлые, 2—3.5 (4) см дл., 0.5—0.6 см шир.; прицветные чешуи темно-бурые, у основания и по краям светлее окрашенные, более густо опушенные длинными прямыми белыми полуприжатыми волосками на верхней (адаксиальной) стороне; нектарник один, по длине значительно превышает ножку завязи; коробочка узкоконическая, очень сильно волосистая, до 2.5 мм дл., на ножке до 0.5 мм дл.; столбики сросшиеся, до 0.5—0.8 см дл.; рыльца 0.4—0.6 мм дл., двураздельные, с заворачивающимися долями; семена незрелые; мужские сережки неизвестны (рис. 2).

Т и п: Хабаровский край, Нанайский р-н, Северный Сихотэ-Алинь, бассейн р. Анюй, в гольцовом поясе (1900 м над ур. м.) горы Тардоки-Яни, среди отвесных скал на склоне северной экспозиции, очень редко, цв., 22 VII 1983, С. С. Харкевич, Т. Г. Буч, И. Б. Вышин, А. Э. Врищ (VLA, изотип — LE, MHA, NS).

Р о д с т в о. Близок к виду *S. nasarovii* A. Skvorts., от которого отличается формой листовых пластинок (они наиболее широкие внизу или в средней части) и их жилкованием (вторичные жилки отходят от срединной в основном в нижней ее части), отсутствием интенсивной красной окраски на черешках и срединных жилках листьев, а также нектарником, значительно превышающим по длине ножку коробочки.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вероятно, эндемик гор Северного Сихотэ-Алиня, обитающий на скалах гольцового пояса.

Исходя из градиента почек, т. е. соотношения их размера по длине одного побега, *S. sichotensis* следует относить к типу «arctica», объединяющему большинство арктических видов, у которых сережки завершают нормально облиственный побег (Скворцов, 1968). Этим в основном и обусловлена принадлежность многих видов к группе, характеризующейся развитием поздних сережек, распускание которых происходит уже при значительно удлинившихся вегетативных побегах.

Вместе с *S. sichotensis* на «подушке» из зеленых мхов на замшелой скальной «полочке» в массе произрастали мхи — *Dicranum scoparium* Hedw., *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst., *Polytrichum alpinum* Hedw., *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. и *Hypnum* sp., цветковые — *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult., низкорослый *Rhododendron aureum* Georgi, *Diapensia obovata* (Fr. Schmidt) Nakai и др. Гораздо реже встречались *Claytonia soczaviana* Jurtz., *Anemonastrum sibiricum* (L.) Holub, *Viola kusnezowiana* W. Beck., *Cnidium ajanense* (Regel et Til.) Drude, *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud., *Rhododendron redowskianum* Maxim.



Рис. 2. *Salix sichotensis.*

Chrysosplenium schagae Charkev. et Vyschin sp. nov. (sect. Oppositifolia, ser. Pilosa). — Planta perennis. Caules generativi ad 15 cm alt., erecti, subglabri, sparsissime ciliati, folia 2 opposita gerentes; surculi vegetativi pauci, eradicantes; folia caulina ad 1 cm in diam., late spathulata, basi cuneata, flavido-viridia, subtus pallidiora; folia surculorum vegetativorum majora (ad 1.3 cm in diam.) et margine sat dense longe ciliata; folia radicalia parvula, margine dense longe ciliata; folia floralia caulinis paulo majora, late rotundato-spathulata, glabra, flava, rarius flavido-viridia, margine magis grosse et inaequaliter dentata; petioli glabri vel sparse albopilosi, laminis breviores vel aequales; inflorescentia vulgo simplex, rare ramos 2 formans, subcorymbosa; flores in numero ca. 10, cyathiformes; sepala late obovata, ad 1.8 mm lg.; stamina in numero 8, sepalis breviora; filamenta 0.5—0.6 mm lg., in parte inferiore paulo dilatata; discus virescens; styli divergentes; capsula calyce paulo longior, lobis inaequalibus arcuatim revolutis dehiscens; semina 0.6—0.9 mm lg., ovalia, costata, brunnea, nitentia (fig. 3).

T y p u s: Prov. Chabarovsk, distr. Nanajensis, jugum montium Sichote-Alinj boreale, systema fl. Anjuj, in regione alpina (ca. 1900 m s. m.) montis Tardoki-Jani, in saxis humidis circorum occidentalis et orientalis, sat frequens, fl., 22 VII 1983, S. S. Charkevicz, T. G. Bucz, I. B. Vyschin, A. E. Vriscz (VLA, isotypi — LE, MHA, NS).

A f f i n i t a s. Speciei *C. pilosum* Maxim. affinis est, sed caulibus generativis subglabris (pili sparsi solum basi petiolorum adsunt), foliis minoribus (in sulculis vegetativis ad 1.3, nec 4 cm in diam.), floribus minoribus et habitatione differt.

D i s t r i b u t i o. Probabiliter planta endemica jugi montium Sichote-Alinj borealis, in rupibus humidis regionis alpinae habitat.

Многолетнее растение. Генеративные побеги до 15 см выс., прямостоячие, почти голые, с очень редкими ресничками, с одной парой супротивных листьев; вегетативные побеги немногочисленные, не укореняющиеся; стеблевые листья до 1 см в диам., широколопатчатые, с клиновидным основанием, желтовато-зеленые, с более светло окрашенной нижней поверхностью; листья вегетативных побегов более крупные (до 1.3 см в диам.) и с довольно густыми длинными ресничками по краю; прикорневые листья мелкие, по краю густо длиннореснитчатые; прицветные листья несколько крупнее стеблевых, широко округлолопатчатые, голые, желтые, реже — желтовато-зеленые, по краю более крупно

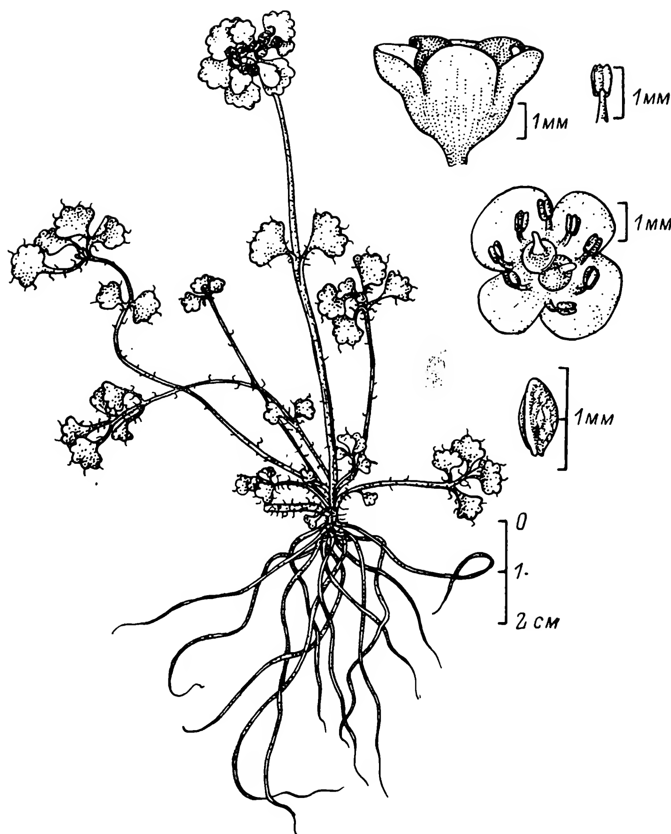


Рис. 3: *Chrysosplenium schagae*.

и неравномерно городчато-зубчатые; черешки голые или с редкими белыми волосками, короче или равны по длине пластинке листа; соцветие обычно простое, редко с двумя веточками, в виде щитка; цветки в числе около 10, бокальчатые; чашелистики широко обратнояйцевидные, до 1.8 мм дл.; тычинки в числе 8, короче чашелистиков; тычиночные нити 0.5—0.6 мм дл., внизу слегка расширенные; диск зеленоватый; столбики расходящиеся; коробочка несколько крупнее чашечки, раскрывается неравными, дугообразно отгибающимися лопастями; семена 0.6—0.8 мм дл., овальные, ребристые, блестящие (рис. 3).

Тип. Хабаровский край, Нанайский р-н, Северный Сихотэ-Алинь, бассейн р. Анюй, в гольцовом поясе (около 1900 м над ур. м.) горы Тардоки-Яни, на влажных («сочащихся») скалах в западном и восточном цирках, довольно часто, цв., 22 VII 1983, С. С. Харкевич, Т. Г. Буч, И. Б. Вышин, А. Э. Врищ (VLA, изотипы — LE, MHA, NS).

Родство. Близок к *C. pilosum* Maxim., от которого отличается почти голыми генеративными побегами (редкие волоски имеются лишь у основания черешков), более мелкими листьями (на вегетативных побегах до 1.3, а не до 4 см в диам.), более мелкими цветками и местообитанием.

Распространение. Вероятно, эндемик Северного Сихотэ-Алиня, растущий на скалах гольцового пояса.

Впервые экземпляр *C. schagae* был собран в 1963 г. В. С. Шагой со следующей этикеткой: «Гора Тардоки-Яни, каменистые лавины из осыпей делювия на склоне северной экспозиции цирка правого притока р. Бомболи, на высоте около 1900 м над ур. м., среди песчаника, у выхода воды, 19 VII 1963, В. С. Шага». Единственный экземпляр этого сбора хранится в Главном ботаническом саду АН СССР (МНА) с определением В. Н. Ворошилова как *C. pilosum*.

Мы этот вид наблюдали неоднократно в привершинной части горы Тардоки-Яни, в аналогичных экологических условиях, что и Шага. *C. schagae* рос вместе

с мхом *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst. и такими массовыми видами цветковых растений, как *Oxyria digyna* (L.) Hill., *Rhodiola rosea* L., *Saxifraga aestivalis* Fisch. et Mey., *Pedicularis oederi* Vahl и др. Гораздо реже встречались *Tofieldia coccinea* Richards., *Lloydia serotina* (L.) Reichenb., *Polygonum viviparum* L., *Crepis burejensis* Fr. Schmidt и др.

Описанные виды представляют интерес в сравнительно-хорологическом и флористическом отношениях. Так, границы ареала близкородственного описанной нами иве южносибирского вида *Salix nasarovii* (Скворцов, 1956, 1968) почти совпадают с таковыми вида *Oxytropis alpicola* Turcz., к которому близок описанный из Сихотэ-Алиня вид *O. charkeviczii* Vyschin (Вышин, 1984). Подобный характер распространения имеет также *Pinguicula algida* Malysch., собранный нами и на горе Тардоки-Яни, а также выявленный по гербарному материалу из Джугджура (хр. Улкан, на юге Аяно-Майского р-на, Хабаровский край). *Chrysosplenium schagae* родствен также сибирскому виду *C. baicalense* Maxim., являющемуся по отношению к *C. pilosum* викарным видом.

Все это свидетельствует о древних связях между флорами Забайкалья и Сихотэ-Алиня. Поскольку эти связи осуществлялись, по-видимому, через Охотию, можно предположить вероятность находок упомянутых или близкородственных им видов из числа указанных и других родов в Охотии, откуда они пока не известны. В пользу этого предположения свидетельствуют и сделанные на Сихотэ-Алине в последние годы одним из авторов (И. Б. Вышиным) находки таких видов, как *Betula exilis* Sukacz., *Salix turczaninowii* Laksch., *Stellaria umbellata* Turcz. ex Kar. et Kir., *Draba fladnizensis* Wulf. и ряда других, обладающих более обширными ареалами, охватывающими Сибирь и Охотию, но до последнего времени не указывавшихся для Сихотэ-Алиня.

Флористическая связь Сихотэ-Алиня с горами Забайкалья, безусловно, более древняя, чем с Сахалином, с которым Сихотэ-Алинь имеет значительно большее количество общих видов. Связь с флорой Забайкалья была прервана намного раньше, после чего часть общих видов выпала, а другие, претерпев существенные изменения, трансформировались в особые виды.

Признавая важную роль Охотии как промежуточной территории в миграции на восток флористических элементов из Забайкалья — этого «темени Азии», мы ни в коей мере не исключаем возможности миграций в прошлом и более южным путем, убедительным свидетельством чего является единственное сохранившееся на советском Дальнем Востоке местонахождение *Ephedra monosperma* C. A. Mey. в устье р. Киевки в Лазовском р-не Приморского края. Этот вид широко распространен в Прибайкалье и Забайкалье (Бусик, 1979), но на промежуточной территории в пределах СССР отсутствует. Примеров видов с аналогичным распространением можно привести немало.

Не исключена также возможность обнаружения на промежуточной территории Охотии местонахождений видов, характеризующихся таким типом дизъюнктивного ареала. Так, вполне возможна находка в Охотии вида *Trisetum altaicum* Roshev., собранного нами в подгольцовом поясе горы Тардоки-Яни.

Если проследить флористические связи в меридиональном направлении, с севера на юг, то мы увидим очень сильное влияние флоры Южной Сибири и Центральной Азии на флору Чукотского флористического района. Во флоре Охотии это влияние проявляется в значительно меньшей степени, имеет более древние черты и в большей степени носит «завуалированный», преобразованный характер, хотя известны и общие виды. Примерами таких реликтов являются *Borodinia baicalensis* N. Busch, *Caragana jubata* (Pall.) Poir. и др. (Харкевич, 1981; Харкевич и др., 1983). Во флоре Уссурийского района, сложившейся в еще более раннее время, эти связи выражены еще слабее.

Одним из ведущих формообразовательных факторов интегрального действия следует считать и альпийский орогенез Сихотэ-Алиня. Своеобразным производным этих новейших горообразовательных процессов можно рассматривать *Chrysosplenium schagae*, исходным типом для которого явился, по-видимому, вид *C. pilosum*, распространенный в нижнем горном поясе и на низменности и имеющий довольно обширный ареал. Таким образом, *C. schagae* является примером автохтонного вида, сложившегося сравнительно недавно в результате видообразовательного процесса, довольно интенсивно протекающего в преде-

лах этого рода вообще и на советском Дальнем Востоке в особенности. Во флоре региона представлено около 20 видов, что составляет более трети видового состава рода.

Свидетельством происхождения *C. schagae*, генеративные побеги которого почти полностью лишены опушения, от предполагаемого исходного типа — *C. pilosum*, отличающегося обильным опушением, можно усматривать и наличие довольно обильных реснитчатых волосков по краю листьев, собранных в прикорневой розетке, а также расположенных на вегетативных побегах. Это представляется нам проявлением известной закономерности, заключающейся в образовании на ранних этапах индивидуального развития предковых, анцестральных структур.

Выражаем благодарность В. Я. Черданцевой за определение мхов, а также Л. И. Малышеву за предоставленный гербарный материал для сравнения.

ЛИТЕРАТУРА

Бусик В. В. Сем. *Ephedraceae*. — В кн.: Флора Центральной Сибири. Т. 1. Новосибирск: Наука, 1979, с. 53. — *Вышин И. Б.* Новый вид рода *Oxytropis* (*Fabaceae*) из Сихотэ-Алиня. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 8, с. 1084—1087. — *Скворцов А. К.* Материалы по морфологии и систематике ивовых. 2. Новый вид ивы из Восточных Саян. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1956, т. 61, вып. 1, с. 76—78. — *Скворцов А. К.* Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 260 с. — *Харкевич С. С.* *Borodinia baicalensis* N. Busch на Дальнем Востоке. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1981, т. 86, вып. 6, с. 121—132. — *Харкевич С. С.*, *Буч Т. Г.*, *Якубов В. В.*, *Яшенкова Г. Ф.* Материалы к изучению флоры Аяно-Майского района Хабаровского края. — Нов. сист. высш. раст., 1983, т. 20, с. 203—224.

Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 25 X 1984.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 58 (571.15)

Н. В. Фризен, Б. Б. Намзалов

О РЕДКОМ АЛТАЙСКОМ ВИДЕ *ALLIUM PUMILUM* (*ALLIACEAE*)

N. W. FRIEZEN, B. B. NAMZALOV. ON THE RARE ALTAIAN SPECIES OF *ALLIUM PUMILUM* (*ALLIACEAE*)

В 1982 г., после полувекового перерыва, считавшийся предположительно вымершим вид *Allium pumilum* обнаружен на хребтах Южно-Чуйском и Сайлюгем (Юго-Восточный Алтай). На основании гербарных материалов Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР установлено его произрастание также в сопредельной части Монгольской Народной Республики. Приведена карта ареала.

Лук низкий, или малорослый, *Allium pumilum* Vved. был описан А. И. Введенским (1934) по гербарным сборам Б. К. Шишкина на плоскогорье Укок (Юго-Восточный Алтай) в 1931 г. и считался узколокальным эндемиком (Введенский, 1935; Сергиевская, 1961). В последующие десятилетия сборы растения никем не были повторены, поэтому его стали считать предположительно вымершим («Красная книга. . .», 1975; «Редкие и исчезающие растения Сибири», 1980; «Редкие и исчезающие виды флоры СССР», 1981). Для окончательного решения вопроса были необходимы поиски вида в природной обстановке.

В 1982 г. авторы настоящей статьи обследовали растительность и флору Юго-Восточного Алтая, где и обнаружили *A. pumilum* на хребтах Южно-Чуйском и Сайлюгем, соседних с классическим местонахождением вида. Собранные гербарные образцы хранятся в Центральном сибирском ботаническом саду СО АН СССР.

При просмотре гербарного материала Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) в секторе Восточной и Центральной Азии один из авторов (Фризен) обнаружил еще 3 гербарных образца *A. pumilum*, которые ранее были ошибочно определены как *A. amphibolum* Ledeb. Они были собраны в 1978 г. в трех пунктах Монгольского Алтая, соседних с Юго-Восточным Алтаем: на горе Цаган-Шувут-Ула в 22 и 34 км западнее населенного пункта Сагил и на хр. Тургэн-Ула в 58 км северо-западнее населенного пункта Бухэй-Мурэй. Это новый вид для флоры МНР.

Изучение типового материала по *A. pumilum*, а также материала с остальных местонахождений выявило неточности в протологе, имеющие диагностическое значение. В составленном Введенским (1934) диагнозе вида сказано, что листья гладкие и прицветники отсутствуют. Между тем листья *A. pumilum* как у типового образца, так и у других по краю шероховатые, а у основания цветоножек развиты прицветники. Кроме того, Введенский сближал *A. pumilum* с *A. polyrhizum* Turcz. ex Regel., *A. bidentatum* Fisch. ex Prokh. и *A. bellulum* Prokh. На самом деле вид *A. pumilum* близкородствен *A. amphibolum*. По сетчато-волокнистым наружным чешуям луковиц и плоским линейным листьям оба вида относятся к секции *Reticulatobulbosa* R. Kam. (Камелин, 1973).

Виды *A. pumilum* и *A. amphibolum* отличаются друг от друга следующими признаками. У *A. pumilum* листья серповидно-отогнутые; тычиночные нити треугольно-шиловидные, почти одинаковой формы у тычинок обоих кругов; рыльце головчатое (рис. 1). У *A. amphibolum* листья более или менее прямые;

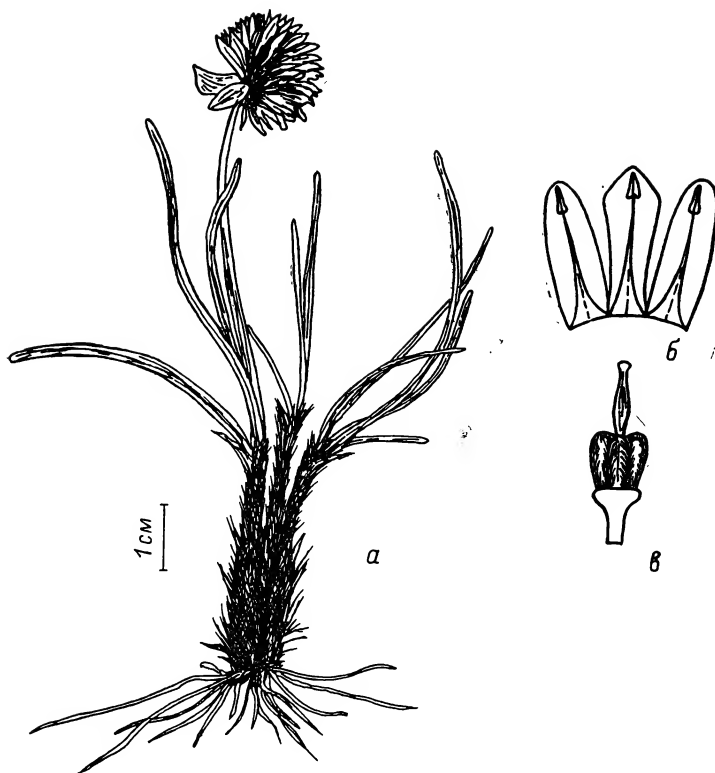


Рис. 1. *Allium pumilum.*

а — общий вид, *б* — лепестки венчика и нити тычинок, *в* — пестик и завязь.

тычиночные нити внутреннего круга расширенные при основании и часто зубчатые; рыльце шиловидное.

Выявленный к настоящему времени ареал вида включает 6 местонахождений, в том числе 3 пункта в пределах СССР и 3 — в пределах МНР (рис. 2). Ниже приводится перечень гербарных образцов.

С С С Р: 1. Алтай, Ойротская авт. обл., плоскогорье Укок, на сухих склонах, 31 VII 1931, отцветает, Б. Шишкин и др., тип! (LE); 2. Горно-Алтайская авт. обл., Кош-Агачский р-н, хр. Южно-Чуйский, водораздел рек Кокузек и Себыстей, верховье ручья Кып, 2700 м над ур. м., в каменистой разнотравно-злаково-скальноосоковой высокогорной степи, 1 VII 1982, цв., Б. Намзалов, П. Голяков; там же, в каменистой разнотравно-злаково-прострелowой высокогорной степи с отметкой 2500 м над ур. м., 28 VI 1982, цв., Б. Намзалов; 3. там же, хр. Сайлюгем, верховье р. Аксай — притока р. Уландрык, в каменистой тундре, 2450 м над ур. м., 29 VI 1982, цв., Н. Фризен.

М Н Р: 4. Убсунурский аймак, в 22 км к западу от летника Сагил, горы к югу от р. Шара-Хадны-Гол с отметкой 2520 м над ур. м., в дриадовой тундре, 2 VII 1978, № 688, цв., З. В. Карамышева, Бекет, Буян-Орших, Мунх-Баяр, И. Сумерина; 5. там же, в 34 км к западу от летника Сагил, хр. Буршбан-Умун-Саланы-Нуру, в высокогорной типчаковой степи на южном склоне, 2700 м над ур. м., 6 VII 1978, № 849, цв., они же; 6. там же, 58 км к северо-востоку от с. Бухэй-Мурэй, перевал Байрам, на северном склоне в разнотравном сообществе среди камней, 14 VII 1982, № 958, цв., они же.

Судя по нашим наблюдениям на хребтах Южно-Чуйском, Сайлюгем и данным гербарных этикеток, *A. pumilum* — высокогорное криофильное растение, встречающееся на высоте 2450—2700 м над ур. м. Вид приурочен к сухим каменистым склонам, занятым высокогорной степью (типчаковой, разнотравно-злаково-скальноосоковой, разнотравно-злаково-прострелowой). Отмечен он и в сообществах дриадовых тундр. Цветет в конце июня и на протяжении июля.

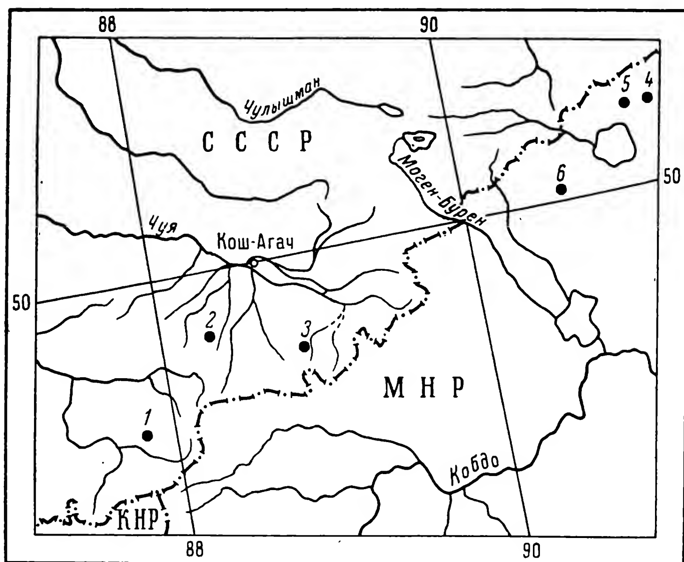


Рис. 2. Ареал *Allium pumilum*.

Цифры — порядковые номера перечисленных в тексте гербарных образцов.

На хр. Сайлюгем это очень редкое растение. На хр. Южно-Чуйском он более обычен, встречается единичными экземплярами не только в высокогорной криофитной степи, но также в сухой кобрезиевой тундре. Однако и здесь это редкое растение. Хотя этот вид неоднократно был встречен нами на водоразделе рек Кокузек и Себыстей, никем из ботаников, работавших на соседних водоразделах рек Кокузек и Тархата, Тархата и Чаган-Бургазы, он не был найден. По-видимому, это единственная на Южно-Чуйском хребте популяция *A. pumilum*.

Для иллюстрации фитоценотической приуроченности лука низкого приводим одно из описаний.

Фитоценоз — разнотравно-злаково-скальноосоковая высокогорная степь (№ 6, 1 VII 1982).

Горно-Алтайская авт. обл., Кош-Агачский р-н, восточная часть Южно-Чуйского хребта, водораздел рек Кокузек и Себыстей (урочище Кып), высота 2700 м над ур. м. Сообщество приурочено к пологим участкам привершинной части увала с редкими выходами скал по гребням. Почва горная темно-цветная (черноземовидная) неразвитая, поверхностно мелкощебнистая до 40—50 % покрытия.

Эдификатор сообщества *Carex rupestris* — аркто-альпийский криопетрофильный вид. Основу травостоя составляют *Poa attenuata* (cop. 1), *Festuca lenensis* (cop.—sp.), *Helictotrichon mongolicum* (sp.—cop.), *Eremogone formosa* (sp.—cop.), *Potentilla sericea* (sp.—cop.), *Pulsatilla ambigua* (sp.—cop.), выступающие как содоминанты. К характерным сопутствующим видам относятся *Stellaria petraea* (sp.), *Allium pumilum* (sol.), *Ranunculus pedatifidus* (sol.), *Potentilla nivea* (sol.), *Astragalus versicolor* (sol.—sp.), *Oxytropis macrosema* (sp.), *O. eriocarpa* (sol.), *Gentiana decumbens* (sol.), *Aster alpinus* (sp.—sol.), *Artemisia depauperata* (sp.), *A. phaeolepis* (sp.—sol.), *Saussurea schanginiana* (sp.—sol.).

Высота основной массы травостоя — 5 см. Ярусность не выражена. Общее покрытие — 40 %.

Allium pumilum нуждается в государственной охране в связи с его большой редкостью. Нужно установить периодический контроль за популяциями; после более полного выявления условий обитания, встречаемости, обилия и биологии вида целесообразно организовать заказники.

В заключение выражаем признательность Р. В. Камелину за помощь при изучении гербарного материала.

ЛИТЕРАТУРА

Введенский А. И. Род Лук — *Allium* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 112—280. — *Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 354 с. — *Красная* книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л.: Наука, 1975. 202 с. — *Сергиевская Л. П. Allium* L. — Лук. — В кн.: *Крылов П. Н.* Флора Западной Сибири. Т. 12. ч. 1. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1961, с. 3197—3205. — *Редкие* и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 224 с. — *Редкие* и исчезающие виды флоры СССР. Л.: Наука, 1981. 262 с. — *Vvedensky A.* Descriptiones *Alliorum novorum.* — Бюл. Среднеаз. гос. ун-та, 1934, вып. 19, с. 121.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 2 III 1983.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582.4/.9: : 582.572.4+582.57 (477) (479.22)

Л. И. Свешникова, В. В. Кричфалуший

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ *AMARYLLIDACEAE* И *LILIACEAE* ФЛОРЫ УССР И ГССР

L. I. SVESHNIKOVA, V. V. KRICHFALUSHI. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME REPRESENTATIVES OF THE FAMILIES *AMARYLLIDACEAE* AND *LILIACEAE* IN THE FLORA OF UKRAINIA AND GEORGIA

Amaryllidaceae

Galanthus elwesii Hook. fil., **2n=24.** УССР, Одесская обл., в 4 км от с. Лесное, урочище «Манзырский лес», Свешникова, Мордак, 1976 г., кол. № 71, БИН АН СССР.

G. nivalis L., **2n=24, 24+1B.** УССР: окр. г. Винница, «Пятничанский лес», по склону оврага, Свешникова, Мордак, 1976 г., кол. № 32, БИН АН СССР; окр. г. Жмеринка, «Татарский лес», Свешникова, 1976 г., кол. № 31, БИН АН СССР. Черновицкая обл., окр. г. Черновцы, долина «Вала Кузьмин», Свешникова, Мордак, 1976 г., кол. № 115, БИН АН СССР; **2n=24.** Закарпатская обл.: Ужгородский р-н, с. Невецкое, близ Старого замка, Свешникова, Мордак, 1976 г., кол. № 30, БИН АН СССР; **2n=24, 24+1 — 2B, 24+10B.** Ужгородский р-н, гора Антоловецкая поляна, западный склон, 600 м над ур. м., Фодор, 1977, 1978 гг., кол. № 108, БИН АН СССР; **2n=24,** окр. г. Ужгорода, Фодор, 1981 г., кол. № 89, БИН АН СССР; **2n=24, 24+1B, 24+3B,** Карпатский государственный заповедник, с. Великая Уголька, урочище «Тарница», 800 м над ур. м., подножье скалы «Гребень», Тасенкевич, 1981 г., кол. № 84, БИН АН СССР; **2n=24.** Львовская обл.: окр. с. Лелиховки в 30 км на запад от г. Львова, Лелиховское лесничество, северный склон холмов, Свешникова, 1980 г., кол. № 116, БИН АН СССР; Перемышленский р-н, окр. с. Подосильня, Лыскович, 1980 г., кол. № 114, БИН АН СССР; Стрыйский р-н, окр. г. Морошина, склоны оврага вдоль ручья перед въездом в город с северо-запада, Лазебна, Свешникова, 1980 г., кол. № 117, БИН АН СССР; Золочевский р-н, окр. с. Стинка, «Лысая гора», северо-западный склон, Лазебна, Свешникова, 1980 г., кол. № 74, БИН АН СССР; Перечинский р-н, окр. с. Симер, хр. Синатория, 700 м над ур. м., Кричфалуший, 1984 г., № 253, гербарий Ужгородского государственного университета.

G. plicatus Bieb., **2n=24, 24+1B.** УССР: Старый Крым, гора Агармыш, вершина и северный склон, Свешникова, Мордак, 1976 г., кол. № 37, БИН АН СССР; **2n=24, 24+1—2B.** Восточный Крым, с. Планерское, Карадаг, подножие горы Святой, Свешникова, Мордак, 1976 г., кол. № 36, БИН АН СССР; **2n=24.** Крым: Никитский бот. сад, Приморский парк, Свешникова, Мордак, 1977, кол. № 65, БИН АН СССР; окр. Ялты, водопад Учан-Су — гора Ставри-Кая (Штангеевская тропа), каменистые склоны, Свешникова, Мордак, 1977 г., кол. № 78, БИН АН СССР; Боткинская тропа, каменистый склон, Свешникова, Мордак, 1977 г., кол. № 77, БИН АН СССР; окр. с. Ласпи, подножие горы Бизюк, Свешникова, Мордак, 1977 г., кол. № 79, БИН АН СССР; Ласпинский перевал, Мордвинская яйла, Свешникова, Мордак, 1977 г., кол. № 66, БИН

АН СССР; 43-й км шоссе Бахчисарай—Ялта, по руслу ручья, Свешников, 1980 г., кол. № 80, БИН АН СССР; плато Демерджи, западный склон, Свешников, 1980 г., кол. № 81, БИН АН СССР; Карадаг, восточный склон горы Сюрю-Кая, Свешников, 1980 г., кол. № 82, БИН АН СССР; Ангарский перевал, Морозова, 1980 г., кол. № 90, БИН АН СССР; Южный Крым, восточный склон горы Бойка, буковый лес, Свешников, 1984 г., кол. № 103, БИН АН СССР; северный склон «Большого Каньона», опушка букового леса, Свешников, 1984 г., кол. № 104, БИН АН СССР; северный склон Ялтинской яйлы близ Караголя, буковый лес с сосной, Свешников, 1984 г., кол. № 105; БИН АН СССР; плато Демерджи, урочище «Джурла», опушка букового леса, Свешников, 1984 г., кол. № 106, БИН АН СССР.

G. woronowii Losinsk., **2n=24**. ГССР, окр. г. Сухуми, Ольгинское ущелье, Мордак, 1968 г., кол. № 45, БИН АН СССР; окр. г. Батуми, южный склон горы, Ботанический сад, Вахтина, 1980 г., кол. № 83, БИН АН СССР; Адлерский р-н: пос. Хоста, 30 м над ур. м., Туниев, 1984 г., кол. № 96-2, БИН АН СССР; западная граница Хостинского лесничества, Туниев, 1984 г., кол. № 96-3, БИН АН СССР. **2n=24+2—3B**. Хостинское лесничество, верховье балки Лабиринтовой, Туниев, 1984 г., кол. № 96-4, БИН АН СССР, **2n=24**. Ахштварское ущелье, известняковые скалы по берегу р. Мзымты, Туниев, 1984 г., кол. № 96-5, БИН АН СССР. **2n=24+1—3B**. Каньон р. Кудепсты, между Хостой и Адлером, Туниев, 1984 г., кол. № 96-6, БИН АН СССР.

Leucojum aestivum L., **2n=22**. УССР: Закарпатская обл., Ужгородский р-н: пойма р. Уж, близ с. Невецкое, Свешникова, Мордак, 1976 г., кол. № 107, БИН АН СССР; окр. с. Червоного, старица р. Латорица, 90 м над ур. м., Сабадош, Кричфалуший, 1984 г., № 257, гербарий Ужгородского государственного университета; Краснодарский край, окр. пос. Пескупский, Сабадош, 1984 г., кол. № 113, БИН АН СССР.

L. vernum L., **2n=20**. УССР: Закарпатская обл., Велико-Березянский р-н, окр. с. Люта, Дубанич, 1976 г., кол. № 35, БИН АН СССР; Черновицкая обл., Старожинецкий р-н, окр. с. Крива и с. Глыбочек, Свешникова, Мордак, 1976 г., кол. № 34, БИН АН СССР; Львовская обл., Стрыйский р-н, окр. г. Моршина, по склонам оврага и берегу ручья, Лазебна, Свешникова, 1980 г., кол. № 73, БИН АН СССР; Закарпатская обл.; Перечинский р-н, окр. с. Симер, хр. Синатория, 700 м над ур. м., Кричфалуший, 1984 г., № 251, гербарий Ужгородского государственного университета; Ужгородский р-н, гора Антоловецкая поляна, 600 м над ур. м., Фодор, 1981 г., кол. № 89, БИН АН СССР.

Liliaceae

Colchicum autumnale L., **2n=36**. УССР, Закарпатская обл., окр. г. Хуста, урочище Киреши, заповедник «Долина нарциссов», Кричфалуший, 1984 г., № 261, гербарий Ужгородского государственного университета.

Gagea lutea (L.) Ker-Gawl., **2n=48**. УССР, Закарпатская обл., Ужгородский р-н, окр. с. Сторожинец, вдоль дороги на г. Ужгород, 95 м над ур. м., Кричфалуший, 1984 г., № 254, гербарий Ужгородского государственного университета.

Muscari botryoides (L.) Mill, **2n=18**. УССР, Закарпатская обл., Ужгородский р-н, окр. с. Холмцы, Холмецкая гора, 250 м над ур. м., Кричфалуший, 1984 г., № 255, гербарий Ужгородского государственного университета.

Ornithogalum umbellatum L., **2n=46**. УССР, Закарпатская обл., Ужгородский р-н, близ с. Сторожинец, 95 м над ур. м., Кричфалуший, 1984 г., № 256, гербарий Ужгородского государственного университета.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Ужгородский государственный университет.

Получено 4 XII 1984.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.3

В. А. Поддубная-Арнольди. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. — М.: Наука, 1982. 352 с., 34 табл. Т. 1150. Ц. 4 р. 20 к.

T. B. BATYGINA. *V. A. PODDUBNAYA-ARNOLDI.* CHARACTERISTICS OF THE ANGIOSPERMOUS PLANT FAMILIES ACCORDING TO CYTOEMBRYOLOGICAL CHARACTERS. 1982.

В книге дана цитоэмбриологическая характеристика 296 семейств покрытосеменных растений, причем рассматриваемые эмбриологические и морфологические признаки приводятся по единой схеме, в строго определенном порядке, что облегчает сравнение различных семейств и порядков покрытосеменных. Автор описала следующие признаки и явления для каждого из семейств: основное число хромосом, цветок, пыльник, микроспорогенез и микрогаметогенез, семяпочка, макроспорогенез и макрогаметогенез, опыление, прохождение пыльцевой трубки, оплодотворение, эндоспермогенез, эмбриогенез, гаустория, семя, плод, апомиксис, полиэмбриония, партенокарпия, клейстогамия, гинодиэция и др. В ряде случаев приводятся данные и по гистохимии. При рассмотрении различных классов, порядков и семейств покрытосеменных Поддубная-Арнольди применила классификацию покрытосеменных растений А. Л. Тахтаджяна (цитоэмбриологически охарактеризованы 296 семейств из 423, входящих в классификацию, данную Тахтаджяном).

В книге освещаются ряд крупных ботанических проблем, а именно: происхождение покрытосеменных, взаимоотношения между покрытосеменными и голосеменными, между однодольными и двудольными, между разными порядками и семействами однодольных и двудольных. Автор убедительно продемонстрировала важность применения цитоэмбриологического метода исследования для целей систематики и филогении, несмотря на то что около одной трети семейств покрытосеменных пока не исследовано в эмбриологическом отношении.

Рассматривая эволюцию цитоэмбриологических признаков, Поддубная-Арнольди отметила, какие из них являются первичными (примитивными) и какие вторичными (продвинутыми).

Автор отмечает некоторые проблемы эмбриологии, указывает пути их дальнейшего исследования, что окажет положительное влияние на развитие этой науки в плане применения цитоэмбриологического метода исследования для систематики и филогении покрытосеменных.

Данная монография отличается от ранее опубликованных книг зарубежных авторов по данному вопросу (К. Шнарф, 1931; Г. Дэвис, 1966) более полным использованием отечественной литературы, обзором современной литературы (с 1965 по 1980 г.), оригинальным методом изложения.

Книга рассчитана как на ботаников широкого профиля, так и на узких специалистов — цитологов, эмбриологов, морфологов, систематиков и растениеводов и, несомненно, является большим вкладом в развитие ботанической науки.

Т. Б. Батыгина.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 15 I 1985.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524

В. И. Василевич. Очерки теоретической фитоценологии. — Л., Наука, 1983. 248 с. Т. 1650. Ц. 3 р.

V. V. TUGANAYEV, L. N. LYAKHOVA. *V. I. VASILEVICH.* ESSAYS OF THEORETICAL PHYTOCOENOLOGY. 1983.

Если исходить из признанного деления научного знания на уровни — эмпирический, теоретический и мировоззренческий, проблематику рецензируемой книги можно отнести к выработке мировоззренческих и методологических основ науки о растительных сообществах — фитоценологии. Автор берет за основу определенные методологические установки и прежде всего системный подход в том его варианте, который разрабатывается философами-марксистами, и ищет исходные понятия и представления фитоценологии и, соотнося сложившиеся в нашей философской и конкретно-научной литературе представления о системах с эмпирическими характеристиками растительных сообществ, выясняет специфику растительных сообществ как определенного конкретного типа систем. На этом пути автор получил интересные результаты, уточняющие наши знания о системах живой природы. Он рассматривает ряд систем растительного мира — растительные группировки, ценоячейки, микрогруппировки, фитоценозы, синузии, ярусы — и прослеживает связи и координации между ними. Параллельно анализируются уровни организации живого — популяционно-ценотический, экосистемный, уровень материков и океанов, биосферный, исследуются системные характеристики и динамика процессов в этих образованиях.

В главе 1 «Системный подход в фитоценологии» на основе анализа различных определений и характеристик систем автор приходит к выводу о том, что элементарной «материальной» фитоценотической системой является ценоячейка — понятие, введенное в геоботаническую науку В. С. Ипатовым. Пространственно выраженные отдельности растительности, как-то: микрогруппировки, фитоценозы, комплексы фитоценозов — он рассматривает как «системы абстрактные, хотя и образованные материальными элементами» (глава 2, с. 48).

В. И. Василевич дает, как нам кажется, весьма удачное определение системы, которое позволяет устанавливать в принципе границы конкретных систем, а не только отличать системное от бессистемного: «Система — это такая совокупность элементов, которая связана внутри себя отношениями, отражающими сущностные свойства элементов, гораздо более сильными между элементами данной системы, чем отношения с элементами, не входящими в нее, или с другими элементами» (с. 20).

В главе 2 «Основные понятия фитоценологии» речь идет о понятиях, известных геоботаникам, но ценоячейка рассматривается как основной элемент, из которого строятся все остальные пространственные единицы в фитоценологии. Фитоценоз, по автору, — это только контур растительности, достаточно удаленные его части не связаны материальными взаимодействиями и существуют независимо друг от друга, существуют (и это доказано) и клинальные фитоценозы, в которых идут непрерывные изменения от одного конца до другого. В связи с существованием клинальных фитоценозов, в которых трудно установить соответствие между площадью выявления и фитоценозом, Василевич разграничивает понятия «фитоценоз» и «растительное сообщество». Принимая точку зрения автора по существу рассматриваемого вопроса, никак нельзя согласиться с разным толкованием одного и того же понятия (фитоценоз в переводе не что иное как растительное сообщество). В понимании синузий автор следует В. Н. Сукачеву и возражает против того большого значения, которое им придают Ипатов и Б. Н. Норин.

В главе 3 «Уровни и типы экологических систем» довольно последовательно проводится подразделение систем популяционно-ценотического уровня на типы в зависимости от характера взаимодействий между особями.

В литературе нет определенного мнения о том, что является элементами экосистемы и как они связываются друг с другом. Василевич попытался набро-

сать общую схему структуры экосистемы, исходя из того, что ценоячейки существуют на каждом трофическом уровне.

Глава 4 «Статистические закономерности растительности» является наиболее философской. Автор пытается построить более общую основу для объяснения громадного случайного варьирования растительности и отсутствия в ней жестких функциональных (некорреляционных) зависимостей. Это попытка объяснить геоботаникам, что такое статистическая детерминированность. Мир растительных сообществ — статистический, и иным быть не может, ибо имеет место «громадное потенциальное варьирование состава сообществ, следствием чего является непрерывность растительного покрова» (с. 94). В этой главе развивается важное положение, что из-за отсутствия больших однородных совокупностей геоботанические параметры часто не могут быть определены сколь угодно точно.

В главах 5—7 рассматриваются такие характеристики фитоценотических систем, которые очень часто упоминаются в геоботанической литературе, но достаточно подробного их анализа до сих пор еще не было. Автор постарался сделать эти понятия более определенными, видимо, для того, чтобы можно было проводить какую-то оценку их выраженности у конкретных сообществ. Целостность определяется взаимодействиями между растениями, и ее степень выражается суммой изменений, которые эти взаимодействия вызывают. Но поскольку у фитоценотических объектов «нет звена, выполняющего функцию организатора реакции элементов» (с. 103), они взаимодействуют с окружающим миром отдельными своими элементами, а не как целое. Им присуща также известная неаддитивность воздействия на среду их компонентов. Правда, при сопоставлении с эмпирическим материалом выясняется, что в зависимости от стадии развития фитоценотической системы ее целостность может либо полностью отсутствовать (в случае очень разреженного растительного покрова), либо наличествовать в ярко выраженной форме, когда «один или несколько видов-эдификаторов в значительной степени контролируют флористический состав и жизненность видов, а отсюда и их обилие» (с. 107). Но в экосистемах, включающих биотические и абиотические компоненты среды, степень целостности, согласно автору, намного выше, хотя и в них нет органической целостности, поскольку отсутствует централизованная регуляция функций посредством некоего элемента-организатора (с. 109). По мнению автора, в общем ряду надорганизменных систем от ценоячейки к биосфере целостность возрастает, но органическая целостность не присуща ни одной из них, даже биосфере. Поскольку в них нет управления и управляющих подсистем, то целостность создается в основном за счет обратных связей. Системы с высокой степенью целостности, по Василевичу, не могут быть надежны в условиях меняющейся среды обитания.

Далее, анализируя различные трактовки организованности и проверяя их на эмпирическом материале, автор приходит к весьма категорическому выводу, что «самоорганизующиеся системы не имеют ничего общего с принципами организации фитоценотических и вообще экологических систем» (с. 124), поскольку в них отсутствуют управляющие подсистемы, способные исполнять функции «организатора». Не отрицая, что в таких системах возникает новая организация, автор не склонен относить их на счет самоорганизации, ибо, по его мнению, источник организующих воздействий в таких случаях — в основном внешняя среда (с. 125), степень же организованности растительных сообществ и экосистем может варьировать довольно широко. Организованность рассматривается как ограничения, положенные на варьирование систем. Сделана попытка оценить организованность видового состава (с. 127—128).

В главе 8 «Динамика фитоценотических систем» дается новая и упрощенная классификация смен растительности (с. 162). По автору, нет оснований для серьезного противопоставления первичных и вторичных сукцессий. Подвергается сомнению роль межвидовой конкуренции и эндоэкогенеза в развитии растительности. Анализируя стабильность и динамику фитоценозов, автор показывает, что будучи способными сохранять достаточно долго свои существенные характеристики сообщества демонстрируют разнообразные типы изменений, начиная от случайных флуктуаций и кончая явно выраженными процессами

развития, подчиняющимися определенным закономерностям (сукцессии и фитоценогенез). Он приходит к выводу, что «растительное сообщество несомненно обладает некоторой способностью к саморазвитию» (с. 173), но способность эта невелика: факторами развития выступают либо конкурентные отношения особей, либо изменения условий среды.

В главе 9 «Взаимоотношения между видами в растительном сообществе» анализируются методы оценки силы взаимоотношений между видами в сообществе. Непонятно, почему автор при написании этого важного раздела своей книги игнорировал работы и прекрасные материалы по механизму взаимоотношений организмов в сообществах, содержащиеся в работах ученых из центров экспериментальной фитоценологии — Киева, Минска, Казани, Москвы, Ленинграда. Анализ работ по экспериментальной фитоценологии помог бы ему лучше конкретизировать свои выводы и обобщения.

В главе 10 дискутируется проблема связи растительности и среды и делается вывод о неправомочности мнения об абсолютизации связей между ценозами и средой их обитания. Некоторое внимание уделено теории экологических оценок.

Глава 11 посвящена экологическим нишам у растений. Автор доказывает, что у растений они дифференцированы очень слабо и дает объяснение, как существуют растения при такой дифференциации экологических ниш. При рассмотрении этого вопроса опять-таки приходится сожалеть, что Василевич не счел нужным обратиться к работам по экспериментальной фитоценологии. Несомненно, он нашел бы целый ряд примеров и по пищевой специализации у растений, и по несовпадению у них ритмов поглощения и выделения веществ. Не учтены им и большие группы растений — микосимбиотрофы, бактериосимбиотрофы и другие группы, широко представленные в природных сообществах. Думается, что в устойчивых растительных сообществах экологические ниши у растений достаточно четко дифференцированы, иначе они постоянно находились бы в конкурентных отношениях. Главная задача состоит в том, чтобы найти и описать параметры указанных ниш.

В главе 12 рассмотрены некоторые кибернетические идеи применительно к экосистемам, биоценозам и фитоценозам.

Рецензируемая книга — первая по теоретической фитоценологии, и она посвящена выработке основ этого нового направления, а одна из ключевых задач создания теории — поиск идеализированной модели исследуемой реальности, которая, абстрагируясь от ряда эмпирических характеристик исследуемого объекта, выделила бы его наиболее существенные и необходимые черты.

Нам представляется, что автору и в дальнейшем необходимо уделять должное внимание поиску исходных абстракций теоретической фитоценологии и прежде всего исходной идеализированной модели, т. е. такого абстрактного объекта, который выступал бы как основное средство теоретического объяснения эмпирически наблюдаемых растительных сообществ. Избранная в качестве основной фитоценотической «материальной» системы ценоячейка (глава 1) в последующих главах если и не потеряна, то ее роль в этом качестве просматривается слабо. И еще. Поскольку книга посвящена фитоценологии, то следовало бы уделять основное внимание геоботаническим проблемам и рассматривать прочие надорганизменные системы (биоценозы, экосистемы) лишь в меру необходимости.

Но тем не менее автору удалось создать интересную, крайне необходимую для геоботаников и экологов книгу. Он сумел обобщить и показать уровень фундаментальных исследований отечественных фитоценологов, сделал весьма глубокий философский анализ понимания растительных сообществ, обнаружил много интересных параллелей. Труд В. И. Василевича, несомненно, сыграет заметную положительную роль в развитии фитоценологии.

В. В. Туганаев, Л. Н. Ляхова.

Удмуртский государственный университет,
Ижевск.

Получено 29 VI 1984.

УДК 019.941 : 002.01 : 58.006 (571.55) Бот. журн., т. 70, № 8

Природа Сохондинского заповедника/Отв. ред. В. М. Остроумов. — Чита: Читин. кн. изд-во. 1983. 126 с. Т. 1000. Ц. 1 р. 25 к.

B. M. MIRKIN. (*A REVIEW*). THE NATURE OF SOKHONDINSKY RESERVE. 1983.

Выпущенный Забайкальским отделением Всесоюзного ботанического общества сборник статей по существу является монографией. Если исключить три небольшие статьи, завершающие сборник и посвященные зоологическим объектам (Н. С. Проскурина, В. А. Орлова «Предварительные итоги инвентаризации млекопитающих в Сохондинском заповеднике», М. И. Орлова «Материалы по биологии размножения некоторых воробьиных (Ordo Passeriformes) горной тайги гольца Сохондо», В. Н. Сметанин и А. В. Беликович «Предварительные итоги инвентаризации авифауны Сохондинского заповедника»), то он имеет в основном ботаническое содержание, обсуждение которого вполне уместно на страницах «Ботанического журнала».

Четыре первые статьи знакомят читателя с природными условиями, которые определяют характер растительности и сообщают сведения о самом заповеднике. Так, из статьи А. А. Васильченко и А. В. Галанина мы узнаем о физико-географических особенностях района и истории создания заповедника. Заповедник располагается в наиболее возвышенной части Хэнтей-Чикойского нагорья. В пределах заповедника выделяется пять высотных поясов: лесостепной (900—1200 м над ур. м.), нижний подтаежный (1200—1600), верхний таежный (1600—1900), подгольцовый (1900—2100) и гольцовый (свыше 2000 м).

Заповедник создан в 1973 г. на площади 211 тыс. га. В 1982 г. в его состав вошел также и Цасучейско-Торейский государственный заповедник. Заповедник включен во вторую очередь (с 1985 г.) создания биосферных заповедников.

С. П. Смеловский сообщает необходимые сведения о геологическом строении территории, А. М. Русских — о климате и микроклимате. Район заповедника приурочен к докембрийскому (архей-протерозойскому) Даурскому геоблоку Монголо-Охотского складчатого пояса и к Восточно-Хэнтейской горно-таежной агроклиматической провинции, в которой зима холодная, со среднемесячной температурой января от —22 до —28 °С. Абсолютный минимум составляет —50°. Продолжительность теплого периода на различных высотах — от 60 до 105 дней, а количество осадков — от 800 до 340 мм. Понятно, что такое разнообразие климатических условий не может не вызвать разнообразия почв и растительности.

Характеризуя почвенный покров, В. М. Остроумов дает характеристику следующим типам почв: горно-подзолистым и дерново-подзолистым, горным мерзлотно-таежным и дерново-таежным, серым лесным и длительно-сезонно-мерзлотным бурым почвам, дерново-луговым, лугово-черноземным, лугово-болотным и болотным торфяно-глеевым, горным каштановым и лугово-каштановым. Подчеркивается обусловленность этого разнообразия почвенных таксонов разнообразием местных экологических условий (высотой над уровнем моря, экспозицией, гидрологией и геологией ландшафтов).

Собственно ботаническая часть книги состоит из шести статей. Две статьи посвящены флоре степных и лугово-степных сообществ (В. И. Дулепова) и высокогорий (З. А. Васильченко). В четырех статьях описана растительность — степи (В. И. Дулепова), луга (Н. В. Уманская), болота (В. И. Дулепова и Н. В. Уманская), леса (В. Б. Касич).

При общей оценке ботанической части сборника отметим, что, несмотря на ряд просчетов, о которых речь пойдет ниже, приведенные в ней данные вполне достаточны для того, чтобы получить общее представление о растительности этого совершенно уникального по синтаксономическому разнообразию района, столь удачно выбранного для организации заповедника.

Материал о флоре степных и лугово-степных сообществ является наиболее удачным во всей книге. Автор последовательно проводит идею совмещения в составе сообществ видов самой различной экологии. В степных сообществах это проявляется в том, что «. . . наряду с собственно степными и горно-степ-

ными видами здесь нередки виды лугово-степные: *Vicia amoena*, *Castilleja pallida*, *Euphrasia pectinata* и др., лесостепные — *Artemisia tanacetifolia*, *Galatella dahurica*; лугово-лесные — *Polygonum alopecuroides*, *Salix bebbiana* и даже лугово-болотные — *Parnassia palustris*, *Carex schmidtii*. Последние встречаются в гемикриофильных вариантах долинных степей. В составе валлисско-типчаковых степей долины р. Енды отмечен парадоксальный факт — совместное обитание экологически контрастных видов Лилии карликовой — *Lilium pumilum* и Л. даурской *L. dahuricum*.

. . . В составе флоры лугов характерно пестрое сочетание лугово-болотных (*Carex schmidtii*, *Poa palustris*), лугово-лесных (*Thalictrum simplex*, *Lilium dahuricum*), лугово-степных (*Agrostis trinii*, *Vicia amoena*) и лесо-степных видов (*Carex korshinskii*).

В составе остепненных лугов обычно присутствие степных (*Koeleria cristata*, *Poa attenuata*), а в заболоченных лугах — болотных (*Carex karoi*, *Primula sibirica*) и высокогорных видов (*Rhodiola rosea*, *Thalictrum alpinum*). Типичных луговых мезофитов очень мало.

Пестрота условий существования, комплексность и мозаичность растительности долин приводят к отмеченному автором ,,парадоксальному'' факту — наличию общих видов у таких противоположных по водному и температурному режимам типов растительности, как степи и болота. Примером таких видов являются *Artemisia bejdemaniae*, *Euphrasia pectinata*, *Sanguisorba officinalis*, *Vicia amoena*, *Parnassia palustris*, *Polygonum alopecuroides*, *Valeriana officinalis*. Еще большее число видов (около двух десятков) являются общими для степей, лугов, лесов и кустарниковых зарослей. Среди них такие активные и характерные компоненты ценозов, как *Festuca valesiaca*, *Kobresia bellardii*, *Carex korshinskii*, *Agrostis trinii*, *Bupleurum sibiricum*» (с. 33—34).

Эти «парадоксы» вполне объяснимы, так как градиент нарастания континентальности от районов Западной Европы к Сибири и Монголии сопровождается повышением уровня переменности водного режима. В поймах МНР, например, такие привычные для европейской растительности категории, как остепненные и настоящие луга, вообще практически неразличимы, в составе сообществ сплошь и рядом вместе обитают виды остепненных, настоящих и болотистых лугов. Характеризуя степи, Дулепова подчеркивает их в целом мезофильный и криофильный характер, связанный с положением степей заповедника у верхней границы их распространения. Очень редки для территории заповедника *Cleistogenes squarrosa* и *Artemisia frigida*, отсутствуют многие типичные для забайкальских степей виды (*Cymbaria dahurica*, *Haplophyllum dahuricum*, *Allium tenuissimum*, *Polygala tenuifolia*, *Potentilla leucophylla*, *Festuca litvinovii*). Обеднен состав группы горно-степных видов, низко видовое разнообразие у родов *Potentilla*, *Oxytropis*, *Astragalus*, *Allium*. Автор справедливо отмечает недостаточную изученность флоры заповедника.

З. А. Васильченко за пять полевых сезонов в гольцовом и подгольцовом поясах выявила 273 вида сосудистых растений, причем в общей сложности установлено 40 новых видов для высокогорий Южного Забайкалья. Это немало. В статье опубликован конспект видов высокогорий, спектр ведущих семейств и родов.

В статьях, посвященных растительности, авторы принимают систему классификации по доминантам. Она в разных случаях дает различный результат, и успех ее применения во многом зависит от выраженности доминантов в пространстве и во времени и от их экологического своеобразия и скоррелированности смены доминантов с общими изменениями флористического состава. В этом плане классификация лесов, составленная В. Б. Касич, представляет достаточно удачный опыт: установлено сравнительно немного (11) ассоциаций, которые сгруппированы в формации лиственничников, кедрачей, сосняков, березняков, тополевников, осинников и ивняков. Быть может, более целесообразно с экологической точки зрения рассматривать совместно зеленомошные лиственничники и кедрачи, противопоставляя их разнотравным лиственничникам, осинникам и березнякам. Тем не менее предложенная классификация вполне экологична, типы легко распознаются в природе.

Иное положение с классификацией лугов, которая составлена Уманской. Автор выделила 6 формаций (триниусовополевицевая, волоснецовая, полидоминантная, богаторазнотравная, лангсдорфо-вейниковая, болотномятликовая), которые разбиты более чем на 20 ассоциаций. Уже только просмотр неполных и достаточно произвольных текстовых характеристик синтаксонов показывает, что они крайне слабо дифференцированы флористически и экологически и потому их экологические ареалы перекрываются. Наконец, уже многократно отмечавшаяся в литературе флуктуационная изменчивость видового состава луговых сообществ в условиях Южной Сибири особенно выражена, и зарегистрированные случаи доминирования *Agrostis trinii* и *Poa palustris* и их отсутствия, когда преобладание получает крайне пестрое по экологическому составу разнотравье, могут представлять одни и те же сообщества в разные годы и даже в разные фазы сезонного развития в течение одного года. Названия групп ассоциаций и ассоциаций удивительно неинформативны: злаково-осоково-богаторазнотравные луга, осоково-богаторазнотравные луга и т. д. Из статьи Уманской получить представление о луговой растительности заповедника может только фитоценолог, который имеет достаточный опыт работы в сходных условиях и способен заново синтезировать впечатления по тем неполным перечням видов, которые автор приводит при характеристике синтаксонов.

Характеристика степей, данная Дулеповой, также зиждется на доминантной классификации, однако выгодно отличается от характеристики лугов тем, что автор приводит таблицы полных конкретных описаний (всего 28 описаний), что документирует установленные синтаксоны и позволяет при желании переосмысливать приводимый материал. Автор различает более экологичные, чем луговые формации, категории степной растительности — горные петрофитные степи, нителистниковые степи, полидоминантные мелкодерновинно-злаковые степи, долинные степи, разнотравные луговые степи, криофитные кобрезиевые лугостепи. Выделение ассоциаций тем не менее, как и у Уманской, очень дробное — по одному-двум доминантам. Так, среди нителистниковых степей различаются богаторазнотравно-горошково-красодиево-нителистниковая, красодиево-нителистниковая, володушково-астрово-нителистниковая, низкоразнотравно-нителистниковая ассоциации.

Сопоставление статей Уманской и Дулеповой показывает, что граница между луговым и степным типами растительности проведена нечетко и сходные богаторазнотравные полидоминантные сообщества описаны в одной и другой статьях и как степи, и как луга, аналогично дважды описаны сообщества с доминированием (видимо, флуктуационным) *Agrostis trinii*.

Сложность проведения на доминантной основе границы между типами растительности сказалась и в статье о болотах, написанной Дулеповой и Уманской совместно. Если формации мееровоосоковых и волосистоплодниковых болот действительно гигрофильные, то полидоминантные вейниково-осоковые сообщества с *Carex schmidtii* по флористическому составу несравненно ближе к лугам, так как имеют много мезофитов.

Таким образом, анализ статей о травянистой растительности заповедника показывает, что доминантные критерии классификации в условиях полидоминантной и сменно-доминантной растительности оказались малоудобными и значительно целесообразнее в дальнейшем выделять синтаксоны с использованием флористических критериев.

Заканчивая рецензию, следует в целом оценить сборник положительно. Число ошибок в латинских названиях растений сравнительно невелико, если не считать статьи Уманской, где более 10 раз видовое название *Hedysarum alpinum* набрано неверно. Думается, что это не вина типографии, как и замена вида *Galium verum* на *Geum verum*. К сожалению, пока еще деятельность ботаников заповедника скоординирована не до конца, и в разных статьях один и тот же вид указывается под разными названиями. Так, в статье Васильченко имеется указание на вид *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol. Дулепова в первой статье обозначает этот вид *K. bellardii* (как и Уманская в статье о лугах), а во второй — *K. myosuroides*.

Остается лишь пожелать авторам сборника успехов в исследовании столь интересного и уникального в ботанико-географическом и фитоценотическом отношениях объекта, как Сохондинский заповедник.

Б. М. Миркин

Башкирский государственный университет, Уфа.

Получено 7 V 1984.

УДК 019.941 : 002.01 : 502.753 : 581.9 (23.046) (474)

Бот. журн., т. 70, № 8

Охрана флоры речных долин в Прибалтийских республиках/Ред. Л. В. Табака. Рига: Зинатне, 1983. 102 с. Т. 800 экз. Ц. 55 коп.

T. L. ANDRIENKO, B. M. MIRKIN. (*A REVIEW*). PROTECTION OF THE FLOOD PLAIN FLORA IN THE BALTIC REPUBLICS. 1983

Рецензируемый сборник включает статьи, написанные на основе докладов и сообщений, обсуждавшихся на традиционной для ботаников прибалтийских республик XV экспедиции-конференции. В сборнике три раздела. Первый из них, самый большой, включает 12 статей, посвященных флоре и растительности речных долин. Второй раздел, состоящий из пяти статей, объединил работы о различных аспектах антропогенных воздействий на растительность и ландшафты. Заключающий книгу третий раздел содержит два сообщения методического характера. Сборнику предпосланы «Предисловие» (с. 3—4), написанное Л. В. Табака, и статья А. Ж. Меллума «Проблемы охраны речных долин Латвийской ССР» (с. 5—9).

В «Предисловии» отмечаются, с одной стороны, роль речных долин как миграционных путей обмена флор разных районов, лучшая по сравнению с плакорами сохранность их флоры и растительности; с другой стороны, все возрастающее давление на растительность речных долин антропогенного пресса и рекреации, сельскохозяйственного производства и т. д., вызывающее тревогу. И именно поэтому «с учетом особой значимости речных долин как хранилищ или убежищ флористических раритетов во всех трех прибалтийских республиках на их основе созданы охраняемые природные территории различных категорий (преимущественно комплексные, ландшафтные, ботанические, ботанико-зоологические, геологические заказники, национальный парк „Гауя“)» (с. 3).

Меллума, обсуждая проблему охраны речных долин в наиболее общем плане, подчеркивает, что, несмотря на большое число охраняемых долин, до сих пор не выработано единой природоохранительной концепции, которая была бы положена в основу программы практической деятельности. Автор подчеркивает: «. . .уровень научного обоснования охраны речных долин явно не соответствует современным требованиям» (с. 8).

Три статьи, открывающие первый раздел (Г. Т. Абеле «Охраняемые виды растений в долинах рек Латвии», с. 10—14; М. К. Каск «Охрана флоры в речных долинах Эстонии», с. 15—19; М. В. Лапяле «Состояние охраны редких видов растений в речных долинах Литвы», с. 20—22), содержат сведения о самых редких видах прибалтийских республик и о той работе, которая проводится по их охране. Статьи показывают несомненные успехи в охране растительности речных долин, и в то же время их авторы формулируют ряд предложений для дальнейшего совершенствования системы природоохранных мероприятий. В Литве, в частности, в поймах создано 22 заказника, но в ряде случаев в них продол-

жается интенсивная пастьба скота, которую, естественно, необходимо строго нормировать. Водоохранные полосы вдоль рек слишком узки и не способны обеспечить защиту рек от химического загрязнения и эрозии почв. Ряд видов, включенных в республиканскую «Красную книгу» (*Carex rhizina*, *Cruciata glabra*, *Dianthus armeria*), вообще не охвачен сетью заповедников.

Следующие пять статей (Л. В. Табака, Г. Б. Клявиня, И. Я. Фатаре, Б. П. Цепурите «Сравнительный анализ основных флористических показателей некоторых речных долин Латвии», с. 23—28; Г. Б. Клявиня «Флора высших сосудистых растений ботанического заказника Чужупурвс», с. 29—36; А. А. Аболинь «Некоторые итоги изучения бриофлоры ботанического заказника Чужупурвс», с. 37—41; Р. Л. Янкявичене, Ж. П. Лаздаускайте «Флористические особенности долины реки Вирвите и вопросы охраны растений», с. 42—44; Д. Ю. Смалюкас «Приречные ивняки Литвы, их значение и охрана» с. 45—48) содержат характеристику флористических особенностей конкретных речных долин. Особо следует отметить статью Табака с соавторами, которые сопоставили флоры долин трех рек — Абава, Даугава и Лауце. Авторы с использованием количественных критериев проанализировали состав ведущих семейств и родов и сравнили его со структурой флоры геоботанических районов, где расположены поймы. В трех долинах описано 925 видов, причем 702 являются общими, обусловливающими высокий уровень флористического сходства и объясняющими сходные последовательности ведущих семейств и родов.

Статья В. И. Парфенова, Н. В. Козловской и Г. В. Вынаева «Редкие флоро-топологические комплексы и вопросы их охраны в долине реки Припять в связи с ее хозяйственным освоением и преобразованием» (с. 49—55) по своему содержанию стоит несколько в стороне от общей «прибалтийской тематики», тем не менее данные о флоре семи типов местообитаний и соответствующей им растительности дают достаточно наглядное представление о природе долины Припяти. Следует лишь не согласиться с неправильным использованием термина «ценотип». Авторы пишут: «Аллювиальные наносы мы вслед за Т. А. Работновым также считаем особым ценотипом». Т. А. Работнов считает ценотипом виды, произрастающие на подвижных аллювиях, но никак не сами аллювии!

Три статьи первого раздела (Ю. Ю. Балявичене «Хорологические особенности пойменных лугов западной Литвы», с. 56—60; Б. П. Кизене «Редкие растительные сообщества в долинах бассейна реки Ула», с. 61—65; М. П. Наткевичайте-Иванаускене «Гелиотермные растительные сообщества речных долин южной Литвы», с. 66—70) посвящены фитоценологическим вопросам, причем особый интерес представляет работа Наткевичайте-Иванаускене. Литовские ботаники хорошо владеют методом классификации растительности по Браун-Бланке, и в этой работе в полном соответствии с требованиями этого направления приведена табличная и текстовая характеристики ассоциации Festuco—Koelerietum glaucae Klika, 1931 класс Sedo—Scleranthetea). Остается лишь сожалеть, что этой системой при характеристике редких сообществ долин бассейна р. Ула не воспользовалась Кизене, которая, несмотря на уже всем очевидную сменнодоминантность и полидоминантность луговых сообществ, продолжает оперировать монодоминантными формациями и бидоминантными ассоциациями.

Во втором разделе (Т. Т. Бумблаускис «Оптимизация преобразования растительного покрова и ее экологические последствия при создании водохранилищ в верховьях малых рек», с. 71—74; Р. Ю. Пакальнис «Некоторые перспективные функции охраняемых территорий дельты реки Нямунас», с. 75—77; А. А. Трейгис «Антропогенное влияние на развитие луговой растительности в низовьях реки Нямунас», с. 78—81; И. В. Эмсис «Основные принципы организации отдыха в охраняемых речных долинах Латвийской ССР», с. 82—85; Э. Я. Муйжарая, А. А. Плаудис, Р. М. Казака, Р. Э. Лимбена «Семенное размножение редких видов растений в национальном парке „Гауя“ с целью сохранения генофонда флоры», с. 86—88) привлекает внимание статья Эмсиса, обобщающая первый опыт функционирования национального парка «Гауя». Известно, что сейчас в поймах рек проектируется ряд национальных парков (например, в УССР — Гомольшанский, Днепровский, Нижнеднепровский и некоторые другие), и опыт латвийских ботаников по организации отдыха в таких парках будет очень полезен ботаникам других республик.

В заключающем книгу методическом разделе всего две статьи, которым следует дать самую высокую оценку (М. Я. Лайвиньш «Система квадратных сеток для биогеографической инвентаризации в Латвийской ССР», с. 89—92; С. Х. Лайвиня «Применение метода точечных квадратов в исследованиях растительных сообществ», с. 94—101).

Лайвиньш знакомит читателей с вариантами системы квадратных сеток, которые разработаны в лаборатории охраны природы НПО «Силава» и предназначены для биологической инвентаризации (так называемая система BIKS). Сетки имеют размеры квадратов 71 и 0.3 км^2. Опыт «Силавы» для нашей страны по существу уникален, и его использование в других научных и научно-производственных организациях весьма перспективно. Автор, безусловно, прав, когда пишет о том, что «такие системы применяются для равномерного обследования соподчиненных территорий различных размеров и тем самым позволяют разномасштабно оценить местонахождение интересующих нас объектов и разнокачественно определить влияние экологических факторов на распределение живых организмов. Кроме того, представленный в таком виде материал подвергается статистической обработке и может служить основой библиотек (банков. — *Т. А.* и *Б. М.*) данных различного назначения» (с. 89).

Лайвиня рассматривает методические аспекты метода уколов, который, несмотря на то что в целом известен советским геоботаникам и имеет ряд совершенно очевидных достоинств, в нашей стране используется лишь спорадически. Показано, что, не нарушая сообщества, можно извлечь точную информацию о его структуре, продуктивности и динамике.

Изданный в Риге сборник можно считать очень ценным и вполне своевременным. Тем не менее сделаем одно замечание: название сборника не вполне удачно, так как его содержание много шире и никак не ограничивается лишь вопросами охраны флоры.

Т. Л. Андриенко, Б. М. Миркин.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, Киев,
Башкирский государственный университет, Уфа.

Получено 29 VI 1984.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3 (47+57) 58 (208) (470.61)

РОСТОВСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ВБО

T. I. ABRAMOVA. ROSTOV BRANCH OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY.

Ростовское отделение ВБО создано в марте 1953 г. решением Президиума ВБО. Организаторами его были Л. И. Волков, А. А. Приступа и Г. Д. Пашков. Впоследствии большую работу в Совете отделения проводили Г. Р. Матухин, И. Ф. Лященко, А. П. Балаш и Б. Н. Цюрупа. В настоящее время работой отделения руководит Совет, избранный 12 X 1978, в составе: Л. И. Номоконов (председатель), Т. И. Абрамова (ответственный секретарь), Г. Д. Пашков (зам. председателя), В. В. Федяева (казначей); члены Совета: Г. М. Зозулин, В. В. Севастьянов и Б. В. Дубина.

К моменту организации в Ростовском отделении ВБО было 11 действительных членов, а в настоящее время — 63. Это сотрудники Ростовского государственного университета, Ростовского государственного педагогического института, ботанического сада, НИИ биологии, института «Южгипрозем» и других учреждений г. Ростова-на-Дону и Ростовской обл.

На заседаниях Отделения рассматривались результаты проводимых исследований в разных областях ботаники, заслушивалась информация по итогам симпозиумов и научных конференций, обсуждались некоторые общие вопросы научной и научно-практической деятельности ботаников и др. Всего за время существования отделения было проведено 129 заседаний, на которых заслушано свыше 250 докладов.

Тематика докладов была очень разнообразной. Рассматривались задачи ботаников в свете постановлений Партии и Правительства, Пленумов ЦК КПСС, съездов КПСС, юбилейной сессии БИНа и ВБО и т. д.

На многих заседаниях выступали известные ботаники страны: Б. Е. Балковский, М. Я. Школьник, А. Г. Гаель, А. С. Кружилин, А. И. Купцов, В. Д. Александрова, И. Т. Васильченко и др.

Основная часть докладов была посвящена результатам исследований членов общества. Заслушивали и обсуждали диссертационные работы. Ряд заседаний общества был посвящен юбилеям и знаменательным датам в биологии. Из докладов, затрагивающих общие проблемы и теоретические вопросы, можно отметить следующие: «Система жизненных форм высших растений» (Зозулин, 1959), «Проблема биогеоценоза и задачи комплексного изучения местной природы» (Номоконов, 1967), «Сопряженный характер эволюции» (Е. И. Драпкин, 1981), «Экология, биогеоценология и тенденции их развития» (Номоконов, 1981).

Ростовское отделение за эти годы провело большую работу по охране природы; так, благодаря активному вмешательству отделения Краснодарское краевое управление лесного хозяйства отказалось от планов вырубки можжевеловых лесов Маркотхского хребта в районе г. Новороссийска. Зозулин, Балаш и Б. Н. Горбачев подготовили для Ростовского облисполкома специальное решение, в котором установлен режим заказников для ряда сохранившихся степных участков в Ростовской обл. По их инициативе и при их непосредственном участии подготовлены и в 1963 г. изданы Ростовским отделением общества охраны природы красочно оформленная карта «Природа Дона и ее охрана» и пояснительный текст к ней.

Кроме того, проводили работу по выделению памятников природы и проверке их состояния; этих памятников в настоящее время на территории Ростовской обл. насчитывается около 100. Издана карта памятников природы.

Подготовлена монография «Флора Нижнего Дона» (определитель в 2-х томах) под редакцией профессора Зозулина и В. В. Федяевой. Сдана в печать монография «Лес и донская степь».

За это время члены Отделения опубликовали в центральной и местной печати около 1000 научных статей. Были выпущены «Человек и биосфера» (1973, 1978), «Природа Дон-

ского края» (1978) и др. В 1981 г. в Ростовском книжном издательстве вышли книги «Сохраним навечно» (коллективный труд ростовских ботаников о редких растениях Ростовской обл.) и «Растительные ресурсы (природные и производительные силы Северного Кавказа)», в которых большое участие принимали и члены Ростовского отделения ВБО, в 1982 г. вышла монография «Памятники природы Дона».

Члены Ростовского отделения ВБО принимали участие во многих научных конференциях, совещаниях, съездах. В 1979 г. в Ростове-на-Дону состоялось Всесоюзное совещание по экспериментальной биогеоценологии и агроценозам.

Работу по популяризации ботанических знаний члены Ростовского отделения ВБО проводят в форме лекций: ежегодно читается свыше 200 лекций на различные ботанические темы. Кроме того, члены Отделения оказывают большую консультационную помощь многим организациям Ростова-на-Дону и Ростовской обл. (Областному управлению сельского хозяйства, Областному музею краеведения, Областному обществу охраны природы, аптекоуправлению и т. д.) в рациональном использовании растительных ресурсов и их охране.

Члены Отделения часто выступают в местных газетах, по радио и по телевидению по вопросам озеленения, ухода за различными растениями и т. д.

Т. И. Абрамова.

Ростовский государственный университет.

Получено 24 II 1984.

CONTENTS

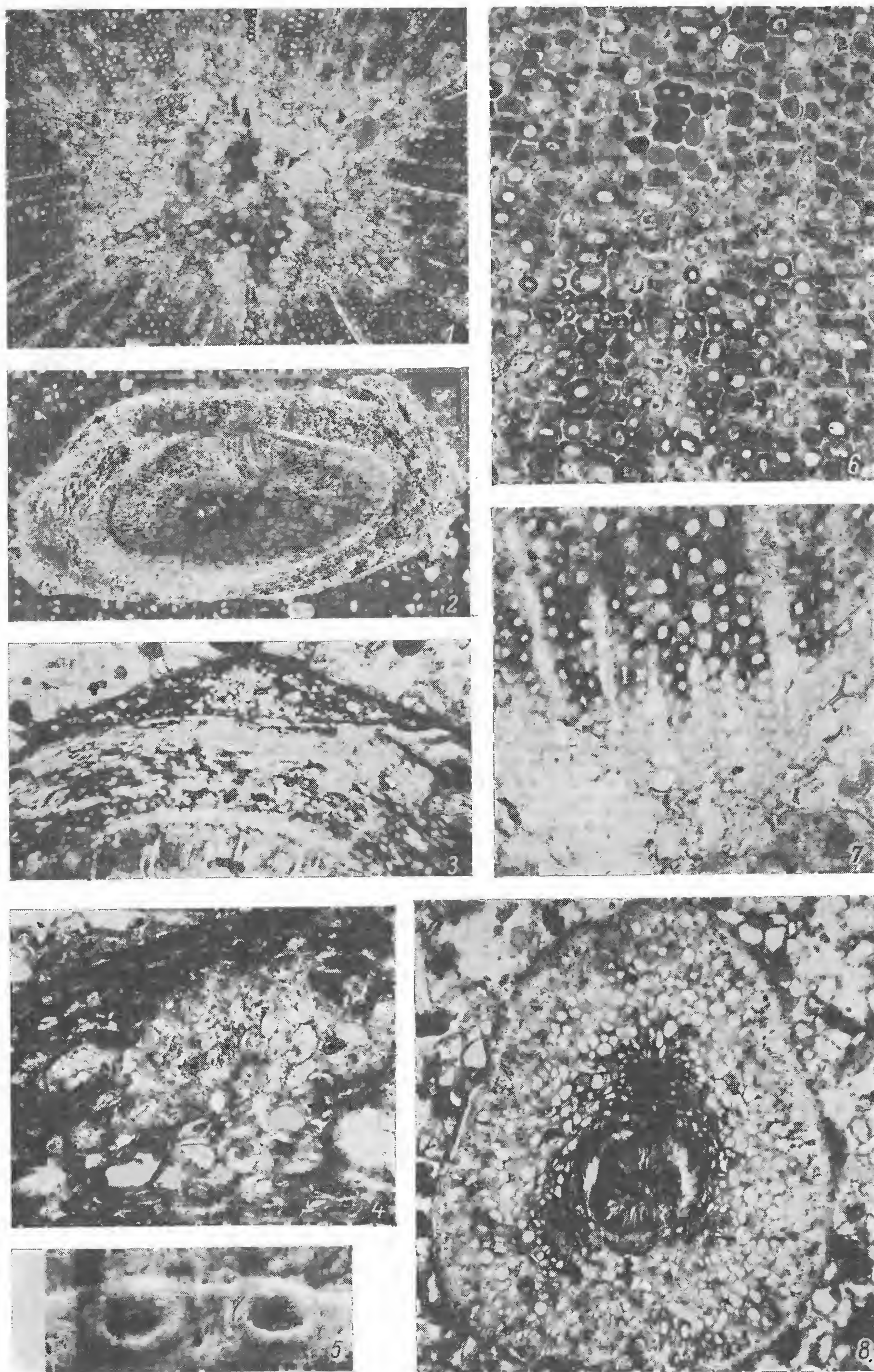


Таблица I. *Frenelopsis kaneviensis.*

1 — поперечный срез: сердцевина, состоящая из паренхимных и склеренхимных клеток, обр. 4729/2-126 ГИН АН СССР, ×56.7; *2* — поперечный срез веточки, обр. 4729/2-121, ×5.4; *3* — поперечный срез: лист и кора, обр. 4729/2-126, ×28.8; *4* — поперечный срез: проводящий пучок листа, обр. 4729/2-126, ×180; *5* — окаймленные поры на стенке трахеиды со стороны полости трахеиды, обр. 4729/2-121, ×1350, СЭМ JSM 35; *6* — поперечный срез, обр. 4729/2-126, ×180; *7* — поперечный срез: первичная ксилема, обр. 4729/2-126, ×180; *8* — поперечный срез верхушки побега, видны 3 листовых следа в коре, обр. 4729/1-79, ×28.8. Украинская ССР, окрестности г. Канева, Марьин и Холодный овраги, верхний альб.

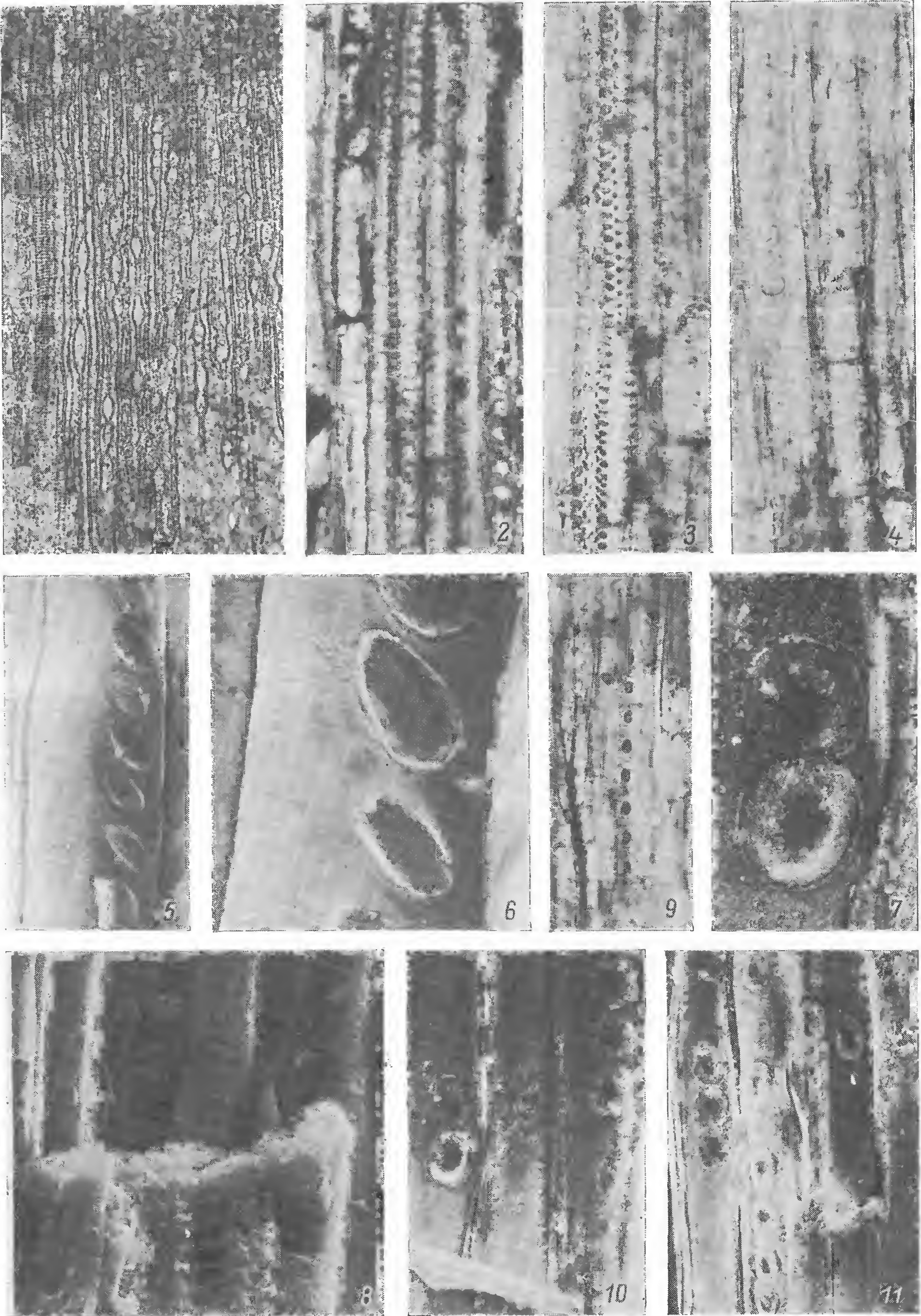


Таблица II. *Frenelopsis kaneviensis.*

1 — тангентальный срез, обр. 4729/1-90, ×90; *2*, *3* — радиальный срез: спиральные, лестничные и точечные трахеиды протоксилемы, обр. 4729/2-121, ×360; *4* — радиальный срез: видны септированная трахеида и поры на стенках трахеид, обр. 4729/1-79, ×360; *5* — поровость трахеид, обр. 4729/2-200, ×1800, СЭМ Cambridge 600; *6* — то же при большем увеличении, ×2700; *7* — сомкнутые поры, обр. 4729/2-126, ×1350, СЭМ JSM 35; *8* — протоксилема, лестничная и точечная поровость, ×1800, СЭМ Cambridge 600; *9—10* — радиальный срез: слитая однорядная поровость трахеид (*9*), экз. 4729/2-121, ×360; *10*, *11* — типы поровости трахеид на радиальных стенках, обр. 4729/2-121, ×450, СЭМ JSM 35. Украинская ССР, окрестности г. Канева, Марьин и Холодный овраги, верхний альб.

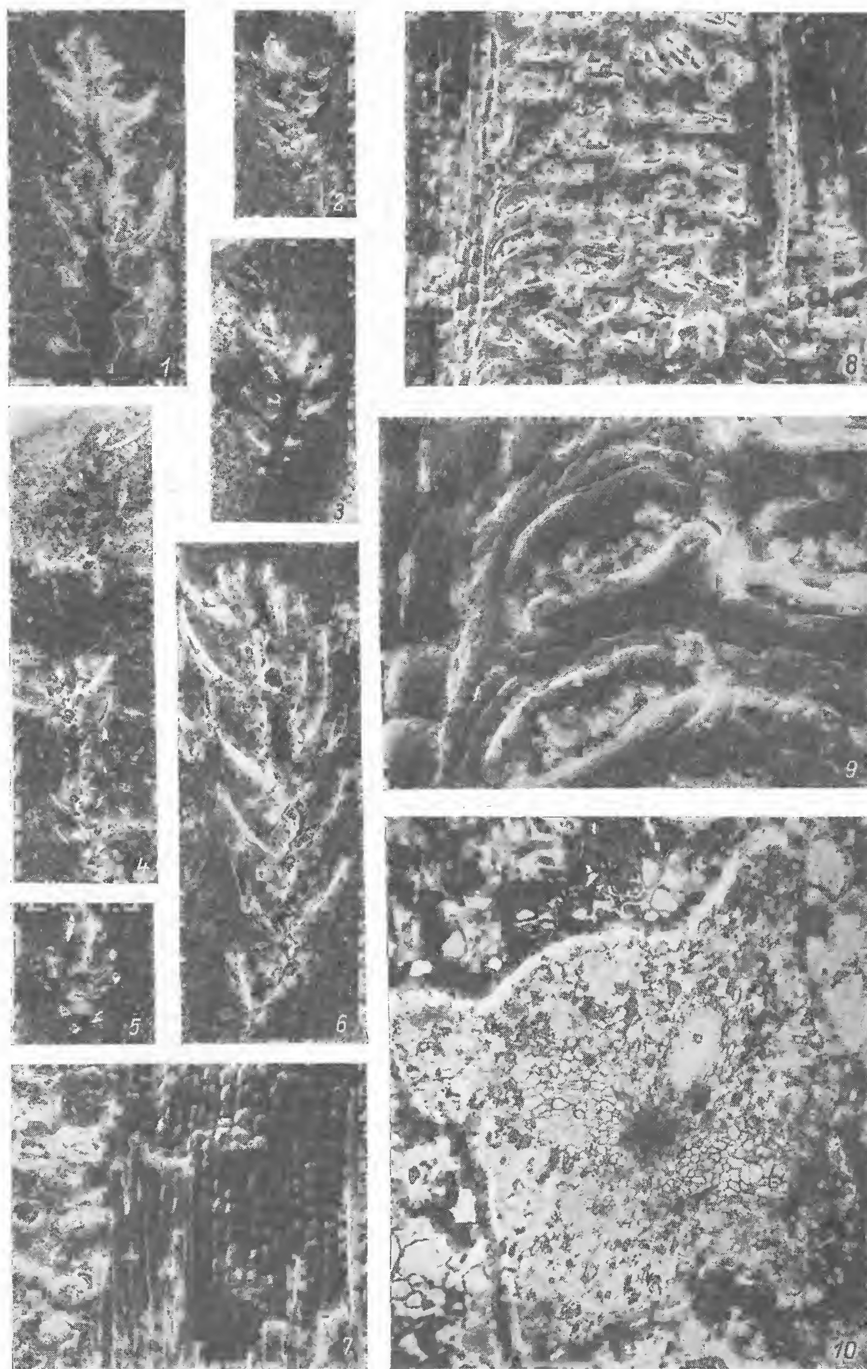


Таблица III. *Cryptomeria pimenovae.*

1 — голотип, продольный срез побега, обр. 4729/1-20, ×1.8; *2—5* — побеги, обр. 4729/1-220, 30, 26, 50, ×0.9; *6* — побег, в нижней половине видно несколько поперечных срезов листьев, обр. 4729/1-221, ×1.8; *7* — внутренняя поверхность эпидермы: эпидермальные клетки, гиподермальные волокна, устьица, обр. 4729/1-220, ×108, СЭМ Cambridge 600; *8* — устьичная полоса, внутренняя поверхность, обр. 4729/1-222, ×108, СЭМ Cambridge 600; *9* — устьица на внутренней поверхности эпидермы, обр. 4729/1-220, ×540, СЭМ Cambridge 600; *10* — фрагмент голотипа, поперечный срез листа, обр. 4729/1-20, ×28.8, Украинская ССР, окрестности г. Канева, Холодный овраг, верхний альб.

1/4 I Зак. 415

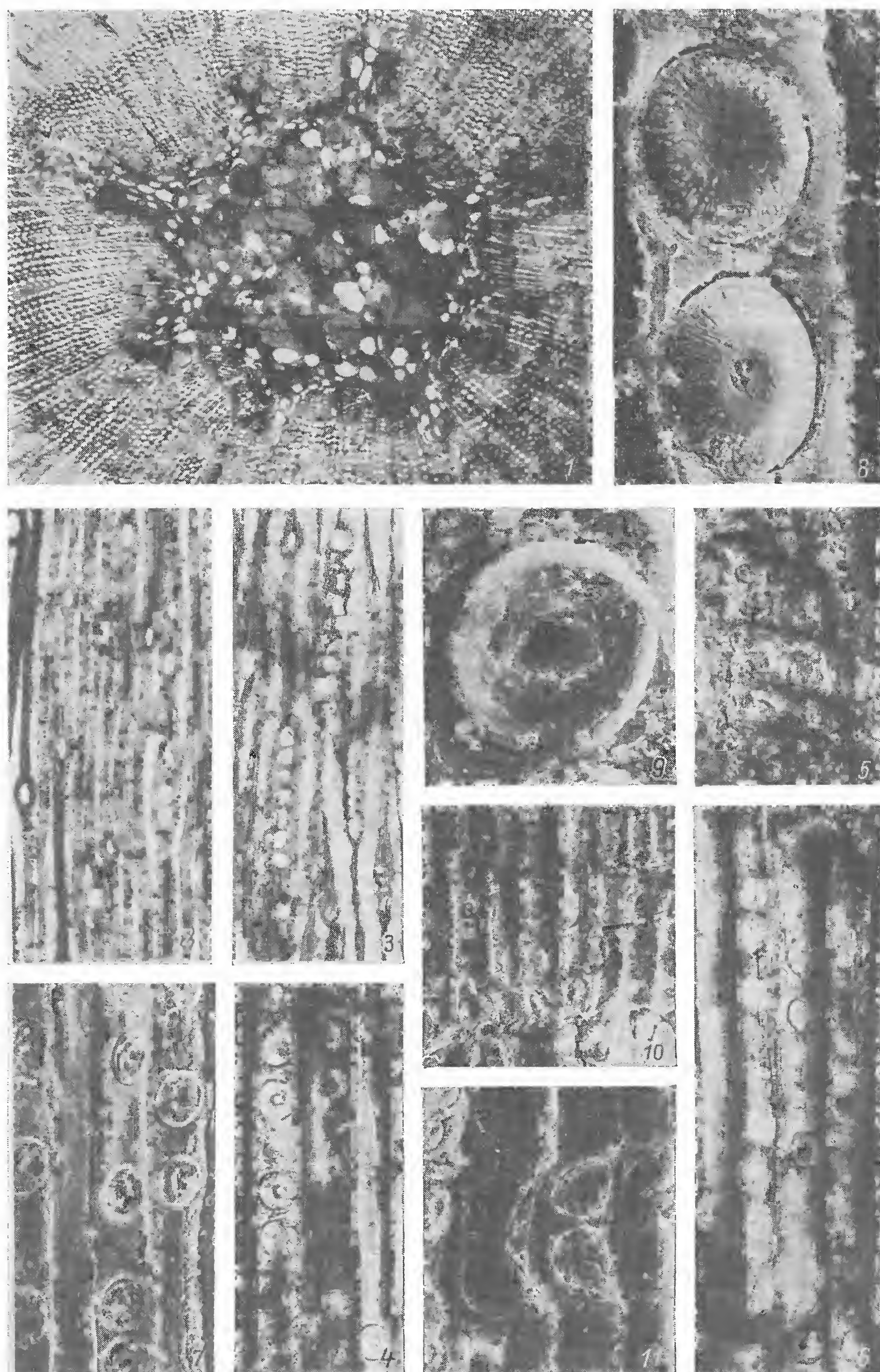


Таблица IV. *Cryptomeria pimenovae*.

1 — поперечный срез, обр. 4729/1-27, ×56.7; *2* — голотип, тангентальный срез, обр. 4729/1-20, ×180; *3* — тангентальный срез, обр. 4729/1-42, ×198; *4*, *6* — радиальный срез: поры на стенках трахеид, обр. 4729/2-126б, ×360; *5* — радиальный срез: поры на полях перекреста, обр. 4729/2-126б, ×360; *7* — поры трахеид, обр. 4729/2-126б, ×540, СЭМ JSM 35; *8* — торус, обр. 4729/2-126б, ×1800, СЭМ JSM 35; *9* — пора трахеид, обр. 4729/2-126б, ×2700, СЭМ JSM 35; *10*, *11* — поры на полях перекреста, обр. 4729/2-126б, ×306 (*10*), ×900 (*11*), СЭМ JSM 35. Украинская ССР, окрестности г. Канева, Марьин и Холодный овраги, верхний альб.

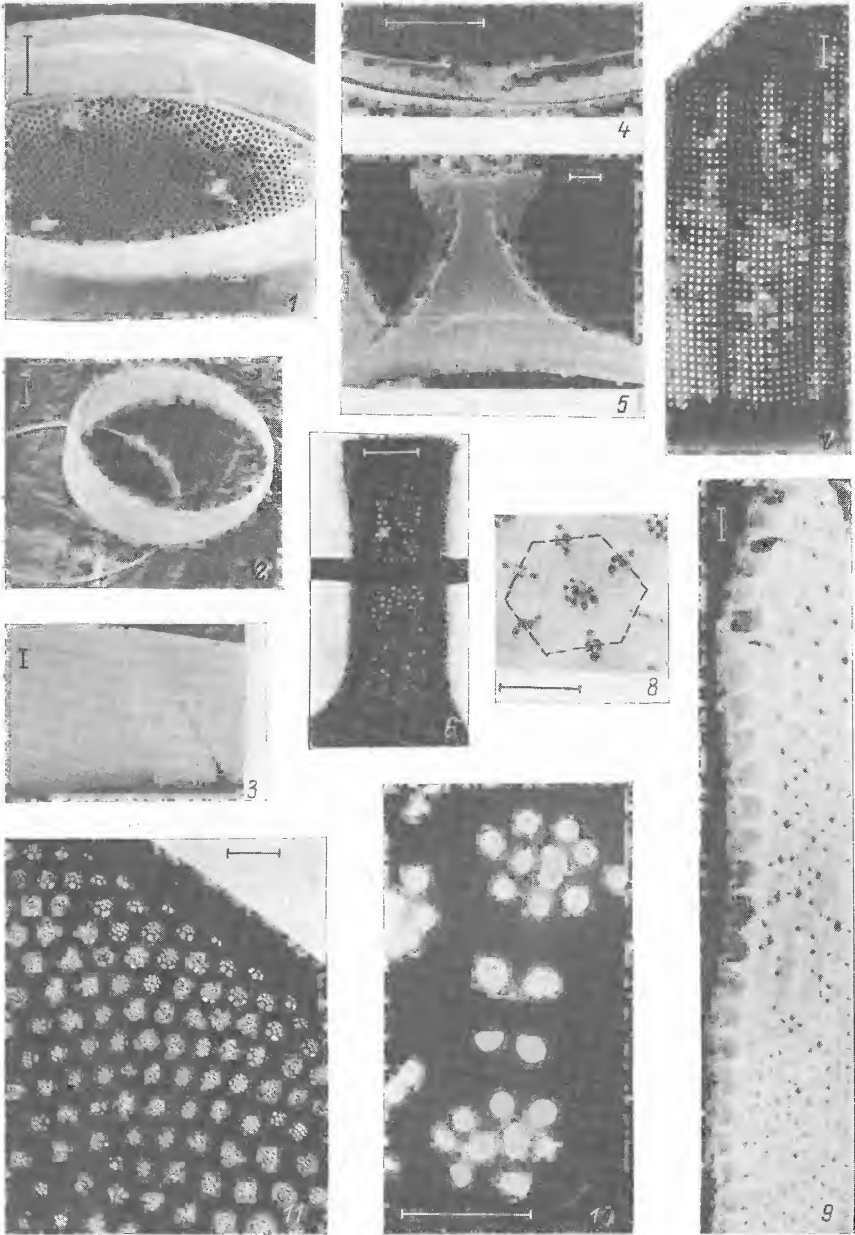


Табл. I. *Coscinodiscus granii*.

1 — створка с ободками (внутренняя поверхность, фрагмент); *2* — поясковый ободок одной створки и узкий ободок с лигулой другой створки; *3*, *4* — участок стыка концов сегментов широкого ободка, прикрытый лигулой узкого ободка; *5*, *6* — лигулы; *7* — участок широкого ободка; *8* — фрагмент структуры поверхности створки (границы гексагональной ареолы очерчены нами); *9* — структура ареол на изломе створки; *10* — ультраструктура створки с внутренней поверхности (фрагмент); *11* — часть створки, ультраструктура. *1—5*, *8*, *9* — СЭМ; *6*, *7*, *10*, *11* — ТЭМ. (Масштабные линейки: *1*, *2*, *4*=10 мкм; *3*, *5—11*=1 мкм).

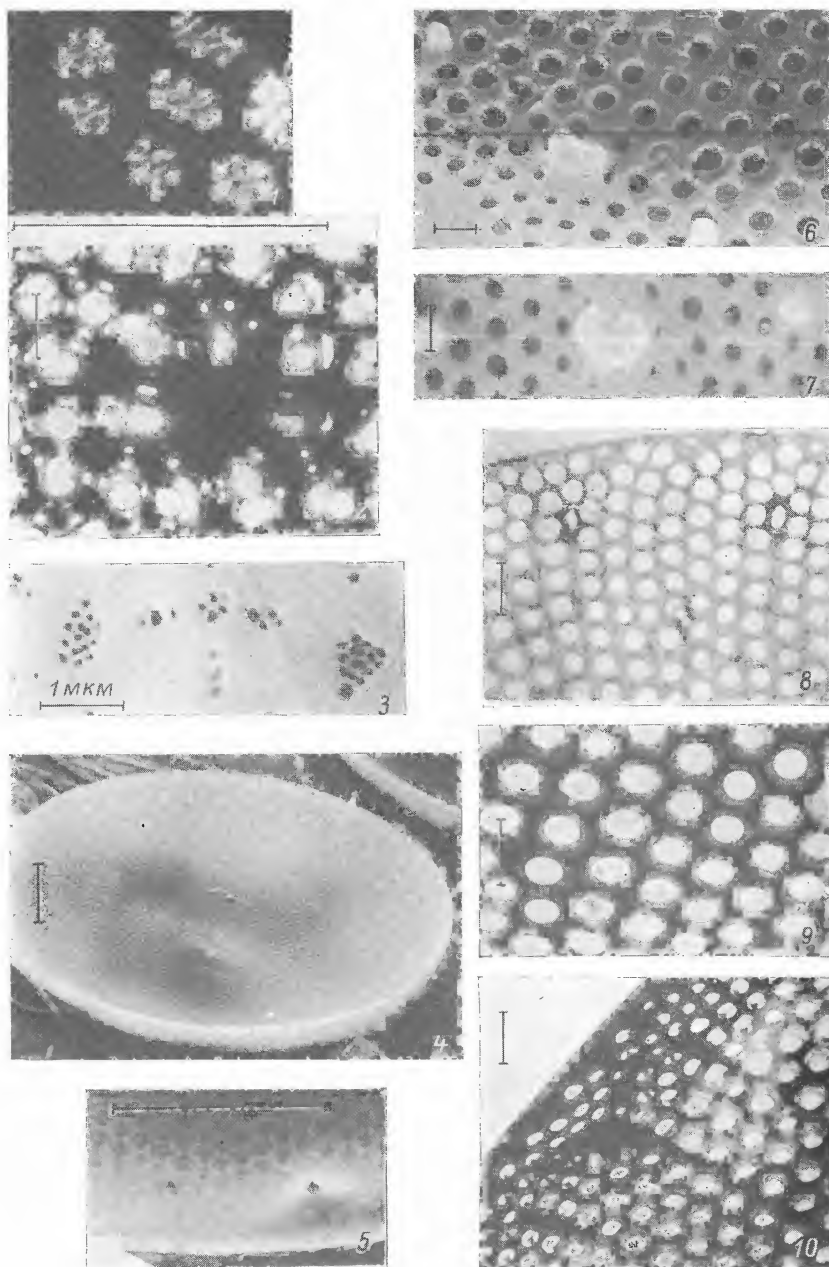


Табл. II. *Coscinodiscus granii.*

1 — крибеллум; *2* — центральная розетка ареол; *3* — фрагмент структуры наружной поверхности близ центра створки; *4* — створка с внутренней поверхности; *5* — отверстия двугубых выростов с наружной поверхности створки; *6*, *7* — двугубые выросты, внутренняя поверхность створки (*6* — вид сбоку, *7* — вид сверху); *8* — начальная стадия морфогенеза створки; *9*, *10* — последовательные стадии формирования поперечных стенок ареол. *1*, *2*, *8—10* — ТЭМ; *3—7* — СЭМ. (Масштабные линейки: *4*, *5*=10 мкм; *1—3*, *6—10*=1 мкм).

СОДЕРЖАНИЕ

1 р. 90 к.

Индекс
70056

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

Издательство «Наука» готовит к выпуску в IV квартале 1985 года книгу СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ СЕМЯН. Т. 1. ОДНОДОЛЬНЫЕ. Объем 30 л. Цена 5 р.

План выпуска 1985 года, IV кв., № 241.

Книга является первым томом многотомного издания по анатомии семян семенных растений. В ней рассматриваются важнейшие анатомические признаки, существенные для описательной и сравнительной анатомии семян. На основании литературных сведений и оригинальных исследований приводятся анатомические характеристики 76 семейств однодольных растений. Прилагаются терминологический словарь, библиография и указатель латинских названий растений.

Для эмбриологов, анатомов, морфологов, систематиков, филогенетиков, преподавателей и студентов вузов.